



# Analyse de la diversité de processus de développement racinaire chez les Prunus : aptitude au bouturage et réponses à la contrainte hydrique

Nabil El Debbagh

## ► To cite this version:

Nabil El Debbagh. Analyse de la diversité de processus de développement racinaire chez les Prunus : aptitude au bouturage et réponses à la contrainte hydrique. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2016. Français. NNT : 2016AVIG0676 . tel-01388239

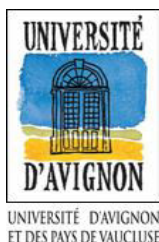
**HAL Id: tel-01388239**

**<https://theses.hal.science/tel-01388239>**

Submitted on 26 Oct 2016

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ACADEMIE D'AIX-MARSEILLE  
UNIVERSITE D'AVIGNON ET DES PAYS DE VAUCLUSE

---

Ecole doctorale : ED 536 Agro sciences et Sciences

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de Docteur en Sciences Agronomiques de  
l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse

**Analyse de la diversité de processus de développement racinaire  
chez les *Prunus*.**

**Aptitude au bouturage et Réponses à la contrainte hydrique**

*Par*

Nabil EL DEBBAGH

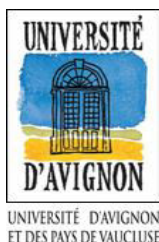
Soutenue le 15 Avril 2016 devant le jury composé de

<b>Daniel Esmenjaud</b>	Ingénieur de recherche, INRA, Sophia Antipolis	Rapporteur
<b>Pascale Maillard</b>	Chargée de recherche, INRA, Nancy	Rapporteur
<b>Marie-Pascale Prud'Homme</b>	Professeur à l'université de Caen	Examineur
<b>Philippe Hinsinger</b>	Directeur de recherche, INRA, Montpellier	Examineur
<b>Henri Duval</b>	Ingénieur de recherche, INRA, Avignon	Co-directeur de thèse
<b>Loïc Pagès</b>	Directeur de Recherche, INRA Avignon	Directeur de thèse



---

Unité **PSH** Plantes et Systèmes de culture Horticoles  
Unité **GAFL** Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes



ACADEMIE D'AIX-MARSEILLE  
UNIVERSITE D'AVIGNON ET DES PAYS DE VAUCLUSE

---

Ecole doctorale : ED 536 Agro sciences et Sciences

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de Docteur en Sciences Agronomiques de  
l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse

**Analyse de la diversité de processus de développement racinaire  
chez les *Prunus*.  
Aptitude au bouturage et Réponses à la contrainte hydrique**

*Par*

Nabil EL DEBBAGH

Soutenue le 15 Avril 2016 devant le jury composé de

<b>Daniel Esmenjaud</b>	Ingénieur de recherche, INRA, Sophia Antipolis	Rapporteur
<b>Pascale Maillard</b>	Chargée de recherche, INRA, Nancy	Rapporteur
<b>Marie-Pascale Prud'Homme</b>	Professeur à l'université de Caen	Examineur
<b>Philippe Hinsinger</b>	Directeur de recherche, INRA, Montpellier	Examineur
<b>Henri Duval</b>	Ingénieur de recherche, INRA, Avignon	Co-directeur de thèse
<b>Loïc Pagès</b>	Directeur de Recherche, INRA Avignon	Directeur de thèse



---

Unité **PSH** Plantes et Systèmes de culture Horticoles  
Unité **GAFL** Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes

## ***Abstract:***

In breeding programs of *Prunus* rootstocks the aim is to use the existing genetic variability within *Prunus* species in order to create new rootstock genotypes with excellent agronomic traits, and improved resistance to biotic and abiotic stresses.

Exploitation of the genetic variability is based on the evaluation of phenotypic variation among individuals within genetic collections for desirable traits. This make possible to select specific genotypes to improve a given trait.

This study consists of two parts; we explored the genetic diversity within the genus *Prunus* regarding two important characteristics: rooting ability of hardwood cuttings and responses of some rootstocks to water stress.

In the first part, rooting ability of hardwood cuttings was evaluated among 222 genotypes preserved in genetic collection. The results show considerable variability among the sub genus *Amygdalus*, *Prunophora*, and also an interspecific variability within each of them. Rooting ability by hardwood cutting was significantly improved in interspecific hybrids if one parent belongs to *P. cerasifera* species.

In the second part of this study we studied the responses of nine genotypes, commonly used rootstocks, to water stress. We applied three treatments: control, water stress and recovering.

Soil moisture was maintained at field capacity through all stages of the experiment for the control plants. On the contrary we stopped watering during 14 days for the stressed plants, and then we re-watered the recovered plants for 10 days.

During this experience, we performed morphological and physiological measurements on the above ground parts of plants and we excavated plants at the end of each phase to observe root system modifications.

Aboveground parts of plant responded to water stress by a significant decrease in net photosynthesis, total transpiration, stomatal conductance and leaf expansion.

Root system responded to water stress by several modifications:

Four genotypes (GF305, Montclar, GF677 and Myrobolan) showed a significant increase in root to shoot ratio under drought conditions. We also detected morphological modifications on the different traits of root architecture in response to water stress.

The length of the apical unbranched zone LAUZ and the apical diameter were decreased for all genotypes, consequently, roots became finer and reduced their rate of elongation. Fine roots enhance the surface of contact between roots and soil which in turn improve the acquisition of water under drought condition.

The inter-branch distance also responded, and it tended to decrease under the water stress treatment. The decrease in inter-branch distance can be explained by a production of more lateral roots in deep layers, where water was more available, moreover these new laterals roots were also finer.

Qualitatively, a common response to water stress was observed on the different traits of the root system architecture, but we showed a genotypic effect determining the level of the response.

***Keywords:*** *Prunus, Hardwood cuttings, Rootstocks, Water stress, Root system architecture, Genetic diversity*

## **Résumé :**

La sélection des nouveaux porte-greffes du genre *Prunus* a pour principal objectif d'utiliser la variabilité génétique existant au sein des différentes espèces de *Prunus* afin de créer un matériel végétal innovant, performant au plan agronomique et résistant à différentes contraintes biotiques et abiotiques. L'exploitation de la variabilité génétique s'appuie sur le phénotypage des différents individus présents dans les collections de ressources génétiques pour les caractères recherchés. Cela permet de sélectionner des génotypes spécifiques pour améliorer un trait donné.

Dans cette étude constituée de deux parties, nous avons exploré la diversité génétique au sein du genre *Prunus* pour ce qui concerne deux traits importants : l'aptitude au bouturage et les réponses de certains porte-greffes à la contrainte hydrique.

Dans la première partie l'aptitude au bouturage ligneux a été explorée dans une collection génétique de 222 génotypes. Les résultats obtenus montrent une variabilité considérable entre les sous-genres *Amygdalus* et *Prunophora* et également une variabilité interspécifique au sein de chaque sous-genre. La réussite au bouturage est nettement améliorée chez les hybrides interspécifiques dont un des parents appartient à l'espèce *P. cerasifera*.

Dans la deuxième partie nous avons étudié les réponses à la contrainte hydrique chez neuf génotypes couramment utilisés comme porte-greffes. Nous avons comparé trois régimes hydriques différents : témoins, stressés et recouvrés. L'humidité du substrat est maintenue à la capacité au champ tout au long de l'expérience pour les plants témoins, par contre l'arrosage a été arrêté pendant 14 jours pour les plants stressés, puis il a été repris pendant 10 jours pour les plants recouvrés. Durant cette expérience, nous avons effectué des mesures morphologiques et physiologiques sur la partie aérienne ainsi que des excavations à la fin de chaque phase pour examiner les modifications au niveau du système racinaire. Sur la partie aérienne, la contrainte hydrique a provoqué une diminution significative de la photosynthèse nette, de la transpiration totale, de la conductance stomatique, et de l'expansion des feuilles.

Le système racinaire a répondu à cette contrainte par plusieurs modifications. D'abord, le ratio racines/pousses a augmenté pour 4 génotypes (GF305, GF677, Montclar et Myrobolan1254). Ensuite, les différents traits de l'architecture racinaire ont montré des modifications sous l'effet de la contrainte hydrique : la longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) qui traduit l'élongation racinaire, ainsi que les diamètres apicaux des racines ont diminué chez tous les génotypes. Par conséquent les racines se sont affinées et ont réduit leur croissance en longueur. Produire des racines plus fines augmente la surface de contact entre les racines et le sol et améliore la capacité d'absorption. Une diminution de la distance inter-ramification a été observée chez les plants stressés. Cette modification pourrait s'expliquer par le fait que les plantes produisent plus de racines latérales en profondeur où l'eau est souvent plus disponible. De plus, les racines latérales produites étaient également plus fines.

Au plan qualitatif, les génotypes ont eu des réponses semblables, mais l'intensité de la réponse a varié selon les génotypes.

**Mots clefs : *Prunus*, Bouture ligneuse, Porte- greffe, Contrainte hydrique, Architecture de système racinaire, Diversité génétique.**

## Remerciement

En premier lieu, je tiens à remercier Loïc Pagès qui m'a encadré tout au long de cette thèse. Je n'aurais pu réaliser ce travail sans son aide et ses très nombreux conseils et je le remercie pour sa disponibilité sans faille. Je remercie Henri Duval pour avoir accepté de co-encadrer cette thèse, pour m'avoir accueilli dans son équipe lors de mon stage de Master 2.

Je voudrais exprimer ici ma gratitude à tous ceux qui, sous une forme ou sous une autre, m'ont aidé tout au long de ce travail, et plus particulièrement : Gilles Vercambre pour ses enseignements précieux, Martin Masse, Valérie Serra, Guillaume Garcia, José Fabre, pour l'aide qu'ils m'ont apportée au cours de mes expérimentations.

Je remercie Daniel Esmenjaud et Pascale Maillard qui m'ont fait l'honneur d'être les rapporteurs de ce travail, Marie-Pascale Prud'Homme et Philippe Hinsinger qui se sont joints à eux dans le jury pour l'évaluation.

Les membres de l'unité PSH et GAFL qui m'ont aidé à surmonter les difficultés de la langue et à apprécier mon séjour : Emmanuelle Kichah et Bui Hong-Hai.

Toutes les personnes (je préfère ne pas citer de noms car la liste est longue) qui ont croisé mon chemin au cours de ces cinq ans en France ;

Ma famille pour son soutien, même à distance.

# TABLE DES MATIERES

1.	Introduction générale.....	1
1.1.	Importance économique des espèces fruitières du genre <i>Prunus</i> .....	2
1.1.	Classification.....	3
1.2.	Botanique .....	6
1.3.	Amélioration génétique des porte-greffes <i>Prunus</i> .....	7
1.4.	Objectifs de la thèse .....	12
2.	Analyse de la variabilité pour l'aptitude au bouturage ligneux chez les espèces <i>Prunus</i> .....	13
2.1	Introduction bibliographique.....	14
2.1.1.	Initiation des racines à partir des boutures .....	14
2.1.2.	Changements histologiques au cours de l'enracinement.....	14
2.1.3.	Rôle du cal dans l'enracinement .....	16
2.1.4.	Facteurs influençant l'enracinement .....	17
2.2.	Matériel et Méthodes.....	21
2.2.1.	Matériel végétal.....	21
2.2.2.	Réalisation des boutures ligneuses .....	21
2.2.3.	Mesures et observations .....	23
2.3.	Résultats .....	25
2.3.1.	Pourcentage d'enracinement .....	25
2.3.2.	Notation de cal .....	27
2.3.3.	Croissance végétative et racinaire après enracinement .....	28
2.4.	Discussion .....	30
3.	Réponses de certains porte-greffes <i>Prunus</i> à la contraintes hydrique .....	31
3.1.	Introduction bibliographique.....	32
3.1.1.	Changement climatique et contrainte hydrique.....	32
3.1.2.	Réponses de la plante à la contrainte hydrique .....	33
3.2.	Article soumis pour publication dans le journal « Trees- Structure and Function ».....	40
3.3.	Suite de résultats non inclus dans l'article.....	71
3.3.1.	Photosynthèse nette .....	71
3.3.2.	Conductance stomatique.....	72
3.3.3.	Transpiration par unité de surface .....	73
3.3.4.	Effet de la contrainte hydrique sur la surface foliaire.....	73
3.3.5.	Contractions des tiges.....	77
4.	Conclusion générale et perspectives.....	78
5.	Références .....	82
6.	Annexe.....	91

## 1. Introduction générale

Le genre *Prunus*, appartenant à la famille des *Rosaceae*, comprend environ 200 espèces, comprenant toutes les espèces de fruit à noyau (amandier, abricotier, cerisier, pêcher et prunier) qui sont très appréciées pour leurs fruits de grandes valeurs nutritives. D'autres espèces sont des plantes ornementales ou cultivées pour le bois, arômes, miel et huile parfumé (Lee and Wen 2001).

Toutefois, comme la plupart des espèces cultivées, la croissance et le développement des espèces fruitières de genre *Prunus* sont influencés par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques. Pour surmonter certaines contraintes, les programmes de l'amélioration génétique des porte-greffes *Prunus* sont basés sur la diversité génétique disponible au sein du genre pour sélectionner des porte-greffes adaptés aux milieux. De plus, d'autres caractéristiques agronomiques sont aussi souhaitées dans les porte-greffes telles que la vigueur, la compatibilité au greffage avec les différentes variétés et leur facilité à être multipliés (Cambra 1990; Nicotra and Pellegrini 1989; Webster 2010).

Les deux dernières décennies ont marqué un progrès spectaculaire dans notre compréhension du développement et du fonctionnement des racines des plantes (Hill et al. 2013; Konings 1995; Wu and Cheng 2014). De nouvelles approches analytiques et conceptuelles avancées dans les différents domaines comme la microbiologie des sols, la génétique des plantes, et la modélisation ont ouvert de nouvelles perspectives sur le système racinaire des plantes. Mais malgré cet avancement le nombre de programmes de sélection de porte-greffes reste limité en comparaison avec le grand nombre de programmes de sélection pour les cultivars de greffons (Gainza et al. 2015).

Dans cette étude, et pour répondre à la demande de l'université de Damas, nous avons focalisé nos travaux sur deux caractéristiques importantes de système racinaire dans les programmes de l'amélioration génétique des porte-greffes *Prunus* : la facilité de la multiplication végétative des porte-greffes par boutures ligneuses et les réponses de certains traits de l'architecture racinaire à la contrainte hydrique.

Cette thèse débute par une introduction générale du genre *Prunus* en abordant son importance économique, sa problématique de classification, l'importance de sa diversité génétique et une description des différentes caractéristiques recherchées dans les programmes de l'amélioration génétique.

Ensuite, dans la première partie, qui est consacrée à l'aptitude au bouturage, nous avons fait une étude bibliographique sur l'initiation des racines sur les boutures et les facteurs principaux déterminant ce processus, et nous avons étudié cette caractéristique sur une collection de ressources génétiques porte-greffe pour explorer la capacité à initier des racines sur les boutures. Nous avons aussi comparé les différentes sous-divisions de genre *Prunus* en se basant sur la classification botanique. Des mesures et des comparaisons de la croissance de plantes issues de ces bouturages ont été également faites.

Nous avons présenté ensuite, dans la deuxième partie, une étude des réponses de traits choisis de l'architecture racinaire à la contrainte hydrique dans neuf porte-greffes différents.

Dans cette partie nous nous sommes focalisés sur les principales composantes de l'architecture racinaire, et sur la manière dont ces composantes se modulent sous l'effet de la contrainte hydrique. Nous avons étudié l'élongation racinaire, le diamètre des racines et la ramification dans trois modalités différentes de régime hydrique. Sur la partie aérienne nous avons aussi fait des mesures morphologiques et physiologiques. Cette partie est présentée sous forme d'article soumis (revue Trees-Structure and Function).

Le but de notre travail a été d'une part de déterminer la possibilité d'adopter la multiplication végétative par bouture comme une technique de faible coût économique pour multiplier certains



génotypes *Prunus* et d'autre part d'établir un schéma des réponses morphologiques et physiologiques à la contrainte hydrique dans le système racinaire ainsi que dans la partie aérienne.

### 1.1. Importance économique des espèces fruitières du genre *Prunus*

Le genre *Prunus*, appartenant à la famille des Rosacées, comprend l'ensemble des espèces fruitières à noyau, dont la graine est logée dans un endocarpe lignifié et dur (Grisez et al. 2008). Les espèces principales et commerciales de fruits à noyau sont : l'abricotier (*P armeniaca* L.), le cerisier acide (*P cerasus* L.), le cerisier doux (*P avium* L.), le pêcheur (*P persica* L.), le prunier européen (*P domestica* L.), le prunier japonais (*P salicina* Lindl.) et l'amandier (*P dulcis* Miller)

La production mondiale des cinq principales espèces (abricot, pêche, prune, cerise et amande) a été évaluée à 40 millions de tonnes (Mt) en 2013 sur 4.5 millions d'hectare, dont 21,08 Mt de pêches et de nectarines, 10,7 Mt de prunes, 3,9 Mt d'abricots et 2,25 Mt de cerises (Tableau 1).

La Chine produit à elle seule plus de 50 % de la production mondiale de pêche, mais l'Italie et l'Espagne produisent également plus de 1 Mt par an suivies par les Etats-Unis avec une production de près de 1Mt.

La Chine est aussi le leader de la production de prunes avec 6 millions de tonnes, comme pour le pêche elle produit plus de 50 % de la production mondiale, alors que le continent européen produit autour de 25 % et les autres pays du monde produisent les 25 % qui restent.

La Californie aux Etats Unis est le leader de la production d'amande avec plus de 60 % de la production mondiale, suivie par l'Espagne et l'Australie.

La production principale de cerise est concentrée dans l'Europe et l'Asie avec 75% de la production mondiale. La Turquie produit plus de la moitié de la production européenne des cerises, suivie par les Etats Unis et l'Iran. La Turquie, Les Etats-Unis et l'Iran sont les principaux producteurs sont aussi les producteurs principaux d'abricotier.

**Tableau 1: Production mondiale par espèce en 2013 en millions de tonnes de fruit, répartie par continent et pays producteur.**

Pays / continent	Pêche	Amande	Prune	Abricot	Cerise
<b>Amérique Nord et Sud</b>	<b>2.249</b>	<b>1.844</b>	<b>0.774</b>	<b>0.093</b>	<b>0.413</b>
Etats- Unis	0.965	1.814	0.21	0.055	0.301
Amérique de Sud	1.067	0.029	0.496	0.036	0.1
Argentine	0.292	0.0006	0.153	0.022	0.006
Chili	0.370	0.028	0.306	0.014	0.09
<b>Europe</b>	<b>3.993</b>	<b>0.259</b>	<b>2.935</b>	<b>0.887</b>	<b>0.841</b>
France	0.234	0.0006	0.171	0.134	0.039
Italie	1.402	0.073	0.210	0.198	0.131
Espagne	1.330	0.149	0.172	0.132	0.097
Turquie	0.637	0.083	0.305	0.812	0.494
<b>Afrique</b>	<b>0.88</b>	<b>0.317</b>	<b>0.366</b>	<b>0.651</b>	<b>0.025</b>
Afrique de sud	0.176	-	0.059	0.052	0.0002
<b>Asie</b>	<b>0.174</b>	<b>0.438</b>	<b>7.436</b>	<b>2.464</b>	<b>0.995</b>
Chine	11.954	0.043	6.123	0.084	0.036
Iran	0.515	0.087	0.305	0.457	0.200
Australie	0.092	0.16	0.015	0.013	0.018
<b>Production Mondiale</b>	<b>21.639</b>	<b>2.918</b>	<b>11.528</b>	<b>4.111</b>	<b>2.294</b>

(FAOSTAT, <http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>, mise à jour 01/07/2015).

## 1.1. Classification

Le genre *Prunus* se compose plus de 200 espèces avec un nombre chromosomique de base  $x = 8$ . Il appartient à la sous-famille des *Prunoideae* de la famille *Rosaceae* (Rehder 1940), et est probablement originaire d'Asie centrale (Watkins 1976). Dans la sous-famille *Prunoideae* les fruits se forment à partir de l'ovaire unique d'une fleur qui donne un fruit charnu dont le noyau est l'endocarpe.

Jusqu'à présent, les classifications intra-génériques sont basées sur des caractères morphologiques tels que la présence ou l'absence d'un sillon sur le fruit, le nombre de bourgeons axillaires sur les rameaux, et les caractéristiques communes de l'inflorescence.

Le genre «Prunus» avait été affecté initialement aux pruniers par les botanistes linnéens puis a été étendu progressivement aux espèces fruitières à noyau (Tableau 2). Lee et Wen (2001) ont cité que Tournefort (1700) avait créé le premier classement du genre *Prunus* en proposant six genres dépendant de la morphologie des fruits : *Amygdalus*, *Armeniaca*, *Cerasus*, *Laurocerasus*, *Persica*, et *Prunus*. Linnée (1753) a identifié trois genres: *Amygdalus*, *Padus* et *Prunus* et un an plus tard, Linné (1754) a accepté quatre genres: *Armeniaca*, *Cerasus*, *Padus* (y compris *Laurocerasus*), et *Prunus*.

Depuis lors, beaucoup d'autres classifications ont été proposées pour le genre *Prunus*, et de nombreuses classifications ont traité le genre *Prunus* comme un seul genre qui se compose de plusieurs sous-genres ou sections (Janick 2011; Rehder 1940; Robertson 1974).

Les recherches se poursuivent sur la classification de genre *Prunus* avec l'apport de la biologie moléculaire. Le tableau ci-dessous présente l'historique de la classification de *Prunus*.

**Tableau 2: Historique de la classification du genre *Prunus* (Lee and Wen 2001)**

Auteur	Classement	Taxons
Tournefort (1700)	Genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Armeniaca</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Laurocerasus</i> , <i>Persica</i> , <b><i>Prunus</i></b>
Linnaeus (1754)	Genre	<i>Armeniaca</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Padus</i> , <b><i>Prunus</i></b>
Bentham et Hooker (1865)	Sous genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Amygdalopsis</i> , <i>Armeniaca</i> , <i>Ceriseides</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Laurocerasus</i> , <i>Prunus</i>
Focke (1894)	Sous genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Chamaeamygdalus</i> , <i>Emplectocladus</i> , <i>Microcerasus</i> , <i>Padus</i> , <i>Prunophora</i>
Koehne (1911)	Sous genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Padus</i> , <i>Prunophora</i>
Rehder (1940)	Sous genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Laurocerasus</i> , <i>Padus</i> , <i>Prunophora</i>
Hutchinson (1964)	Genre	<i>Laurocerasus</i> , <i>Padus</i> , <b><i>Prunus</i></b>
Komarov (1971)	Genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Armeniaca</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Laurocerasus</i> , <i>Padus</i> , <i>Persica</i> , <b><i>Prunus</i></b>
Yü et al. (1986)	Genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Armeniaca</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Laurocerasus</i> , <i>Padus</i> , <b><i>Prunus</i></b>
Ghosh et Panigrahi (1995)	Sous genre	<i>Amygdalus</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Laurocerasus</i> , <i>Padus</i> , <i>Prunus</i>

La classification la plus utilisée du genre *Prunus* est celle de Rehder (1940). Cette classification est adoptée par plusieurs chercheurs (Bate-Smith 1961; Bortiri et al. 2006; Lersten and Horner 2000; Robertson 1974; Yu et al. 2007). Elle consiste à diviser le genre *Prunus* en cinq sous-genres : *Amygdalus*, *Cerasus*, *Laurocerasus*, *Padus*, et *Prunophora*, qui eux-mêmes comprennent douze sections au total.

Le sous-genre *Prunophora* comprend le prunier et abricotier, le sous genre *Amygdalus* comprend le pêcher et l'amandier, le sous-genre *Cerasus*, comprenant le cerisier doux et le cerisier

acide. Le sous-genre *Cerasus* forme un groupe distinct loin des deux autres sous-genres, *Amygdalus* et *Prunophora* (Reynders and Salesses 1990). Les sous-genres *Padus* et *Laurocerasus* sont plus isolés au sein du genre *Prunus* et comprennent des espèces ornementales.

**Tableau 3 : Classification de Rehder**

---

**Sous genre *Prunophora* : prunier et abricotier**

---

- Section *Euprunus* (6 esp., 2x à 6x). Les espèces représentatives:  
*P domestica*, prunier européen (6x); *P insititia*, prune de Damas (6x); *P salicina*, prunier japonais (2x); *P cerasifera*, prunier myrobalan (2x); *P simonii*, *P spinosa* (4x)
- Section *Prunocerasus* (13 esp., 2x). Les espèces représentatives :  
*P americana*, prunier américain (2x), *P maritima*
- Section *Armeniaca* (6 esp., 2x). Les espèces représentatives :  
*P armeniaca*, abricot (2x); *P mandshurica*; *P mume*
- 

**Sous genre *Amygdalus* : pêcher et amandier**

- Section *Euamygdalus* (6 esp., 2x). Les espèces représentatives :  
*P persica*, pêcher (2x); *P dulcis*, amandier (2x)
- Section *Chamaeamygdalus* (1 esp., 2x) : *P tenella*
- 

**Sous genre *Cerasus* : cerisier: doux et acide**

- Section *Microcerasus* (8 esp., 2x)
- Section *Pseudocerasus* (13 esp., 2x, 3x, 4x)
- Section *Lobopetalum* (2 esp., 4x)
- Section *Eucerasus* (3 esp., 2x, 4x). Les espèces représentatives:  
*P avium*, cerisier doux (2x); *P cerasus*, cerisier acide (4x).
- Section *Mahaleb* (3 esp., 2x)
- Section *Phyllocerasus* (1 esp.) : *P pilosiucula*
- Section *Phyllomahaleb* (1 esp., 2x) : *P maximowiczii*
- 

**Sous genre *Padus* : (11 esp., 4x) : cerisier à grappes**

---

**Sous genre *Laurocerasus* : (2 esp., 8x) : laurier-cerise**

---

Le centre d'origine du *Prunus* sauvage est l'Asie centrale selon l'étude de Watkins (1976). Il se base sur la classification de Rehder (1940) pour décrire l'évolution des différentes sections. Il a établi son classement phylogénétique en fonction de la réussite des croisements interspécifiques en argumentant que les réussites d'hybridations interspécifiques entre deux espèces seront plus élevées, si les deux espèces sont proches dans l'arbre évolutif.

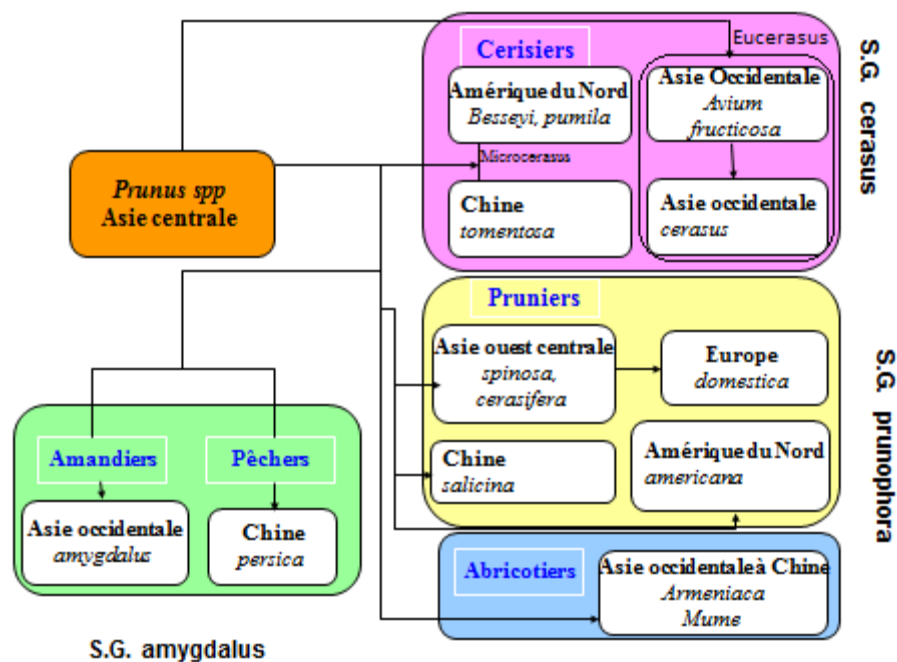


Figure 1: Évolution des espèces du genre *Prunus* selon Watkins (1973).

D'après ce schéma la section *Eucerasus* qui contient le cerisier doux et amer est le premier dérivé du « *Prunus* sauvage » diploïde et auto incompatible. Les sous-genres *Amygdalus* et *Prunophora* partagent le même parent ancestral. Ils sont liés au sous-genre *Cerasus* par la section *Microcerasus* qui est plus proche du sous genre *Amygdalus* que du sous genre *Prunophora*.

Les deux principales espèces de cerises sont les cerises aigres *P. cerasus* et les cerises douces *P. avium*. Elles sont diploïdes et auto incompatibles. Leurs lieux d'origine est une zone située entre la mer Noire et la mer Caspienne qui comprend l'Asie Mineure, l'Iran, l'Irak et la Syrie, et s'est ensuite élargie progressivement à partir de cette origine à d'autres lieux par l'immigration humaine et animale (Iezzoni 2008).

La ressemblance génétique de l'amande et de la pêche conduit à suggérer que les deux espèces proviennent de la même espèce primitive, mais elles ont évolué séparément suivant les changements géographiques du massif de l'Asie centrale. Ainsi, la pêche a évolué dans l'Est, s'étendant sur plusieurs régions de la Chine, dans un climat plus humide et à des altitudes plus basses, alors que l'amandier a évolué à l'Ouest, dans les steppes arides, les déserts et les zones montagneuses, dans des conditions plus sèches. Le *Prunus* sauvage est auto-incompatible, et le pêcher est une des rares espèces *Prunus* entièrement auto-compatible. Cette évolution vers l'auto-compatibilité est peut-être due aux conditions humides rencontrées pendant la floraison défavorables à la sortie des abeilles et donc à la pollinisation croisée (Duval, comm. pers.).

Selon Hedrick (1917) les grecs et les romains en particulier ont introduit la pêche dans toute l'Europe et l'Angleterre à partir de 300-400 avant J.C.. On pense aussi que le pêcher a été introduit par les Espagnols lors de la fondation de Saint-Augustin, en Floride en Amérique du Nord (DeWald and Sherman 1987).

Le centre d'origine des pruniers est étendu à partir de l'Asie, de l'Europe à l'Amérique (Watkins 1976). La Chine est le centre d'origine pour le prunier japonais *P. salicina* L., le sud de l'Europe ou de l'Asie occidentale pour les prunes européennes (*P. domestica* L., l'Amérique du Nord pour la prune américaine (*P. americana* Marsh.), l'Europe ou l'Asie de l'Ouest pour la prune de Damas *P. insititia* L., l'Asie de l'Ouest et l'Asie centrale ainsi que l'Europe pour les mirabelles *P. domestica* Ehrh.

L'espèce *P domestica* L. (6x), qui est partiellement auto-compatible, est considérée comme étant dérivée d'un croisement naturel entre *P spinosa* L. (4x) et *P cerasifera* Ehrh. (2x) (Crane and Lawrence 1934).

La plupart des variétés d'abricotier appartiennent à une seule espèce, *P armeniaca* (2x), qui a été cultivé en Chine depuis deux mille ans. La Chine et l'Asie centrale (dans les montagnes du Tian-Shan au Cachemire) sont considérées comme deux centres primaires de la domestication (Simoons 1991). Mais la zone de distribution couvre des régions aux climats très différents, avec des températures très basses en Sibérie, un climat subtropical au nord d'Afrique, un climat aride en Asie et un climat humide au Japon (Mehlenbacher et al. 1991).

Les abricotiers peuvent être classés en quatre grands groupes éco-géographiques selon Ledbetter (2008):

- (1) le groupe de l'Asie centrale.
- (2) le groupe Iran-Caucase.
- (3) le groupe européen.
- (4) le groupe Dzhungar-Zailij, qui est étroitement lié à l'abricot sauvage de Tien Shan.

L'auto-incompatibilité est commune chez les groupes éco-géographiques d'abricots d'Asie centrale et les irano-Caucase, alors que le groupe européen est traditionnellement considéré comme auto-compatible (Halász et al. 2005).

## 1.2. Botanique

Les plantes du genre *Prunus* sont des arbustes ou des arbres à feuilles caduques ou persistantes. Les feuilles sont simples, avec des marges dentées ou entières, leur morphologie varie d'une espèce à l'autre de même que leur l'inflorescence qui varie d'une fleur solitaire à un cluster ombelliforme ou une grappe et d'une couleur blanche en passant par toutes les nuances jusqu'au rose.

La fleur chez les membres du genre est généralement caractérisée par les traits suivants: fleur de 5 pétales et 5 sépales, carpelle solitaire avec un style terminal (Yu et al. 2007). C'est une fleur hermaphrodite et le fruit est une drupe (Spencer et al. 1995). Ces drupes sont le plus souvent comestibles et délicieuses mais parfois amères ou âpres (merises, prunelles), plus rarement toxiques (fruits du laurier cerise).

L'auto-incompatibilité a été documentée pour plusieurs espèces *Prunus*. Elle désigne un mécanisme des plantes qui empêche leur autofécondation en favorisant les croisements entre les différents génotypes. Dans la famille des *Rosaceae*, l'auto-incompatibilité est de type gamétophyte, ce qui signifie que le déterminant pollinique de l'auto-incompatibilité est produit exclusivement par le génome du pollen haploïde. Le contrôle génétique de ce mécanisme se fait par un seul locus «S» multi allélique qui comprend deux gènes, le gène SRnase qui code pour une SRnase produite dans le style de la fleur au moment de la floraison, et le gène SFbox qui produit une SFbox protéine au niveau du tube pollinique (Sijacic et al. 2004; Silva and Goring 2001). La fécondation est empêchée quand le S allèle exprimé du grain de pollen haploïde est le même qu'un des deux S allèle exprimé dans le style de la fleur femelle. Des grains de pollen S1 ou S2 seront incompatibles avec un pistil S1S2, alors que des grains de pollen S3 ou S4 seront compatibles. La croissance des tubes polliniques incompatibles est stoppée dans le style et dans ce cas, l'autofécondation est impossible. Seule la fécondation entre deux plantes disposant d'allèles différents est possible (McClure and Franklin-Tong 2006; Wang et al. 2003) et c'est pourquoi la pollinisation croisée qui se fait par les abeilles, nécessite d'avoir dans le verger au moins deux variétés intercompatibles qui fleurissent en même temps.

Dans toutes les espèces *Prunus*, il a été décelé des mutations dans le locus S qui le rendent non fonctionnel, ce qui a engendré des génotypes autofertiles. L'introduction de ces mutations pour obtenir

des variétés autofertiles est devenue un objectif prioritaire de la plupart des programmes d'amélioration de *Prunus* (Fernández i Martí et al. 2010; Olmstead et al. 2011), car ce caractère d'autofertilité permet de planter des vergers monovariétaux et donc s'affranchir des décalages de floraison entre la variété principale et ses pollinisateurs.

### 1.3. Amélioration génétique des porte-greffes *Prunus*

Dans les vergers actuels les arbres fruitiers à noyaux sont des arbres greffés car cela permet d'avoir des arbres de la même variété reproduite par greffage. L'utilisation d'un porte-greffe permet aussi d'implanter un scion ayant un système racinaire qui sera adapté aux conditions pédoclimatiques du verger et si possible résistant aux pathogènes. Le choix du porte-greffe se fait en fonction du type de sol, mais également en fonction de deux autres éléments : le système de culture (type d'irrigation, mode de conduite, ...) et les effets induits sur la variété cultivée (compatibilité de greffage, qualité et maturité du fruit, charge, calibre ũ ) (Beckman and Okie 1992; Caruso et al. 1996; Gonçalves et al. 2005; İkinci et al. 2014; Jiménez et al. 2007; Whiting et al. 2005; Zarrouk et al. 2005).

Les porte-greffes doivent être homogènes pour avoir un verger homogène. Il y a deux types de porte-greffes qui sont produits : les porte-greffes de semis et les porte-greffes clonaux. Les porte-greffes de semis sont issus de noyaux et les porte-greffes *Prunus* clonaux sont produits par multiplication végétative par bouturage ou culture in vitro à partir de cals. Chez les *Prunus*, les porte-greffes de semis sont essentiellement les semis de pêcher, les semis de myrobolan et les semis d'abricotier. Les porte-greffes actuels ont été obtenus à partir de programmes d'amélioration génétiques qui ont commencé après 1945 principalement en France (INRA), en Belgique et au Royaume-Uni.

Les principaux porte-greffes *Prunus* sont issus d'hybridations entre différentes espèces *Prunus*, comme le montre la figure 2 qui indique les espèces d'origine du croisement pour les porte-greffes du pêcher (Duval, 2015).

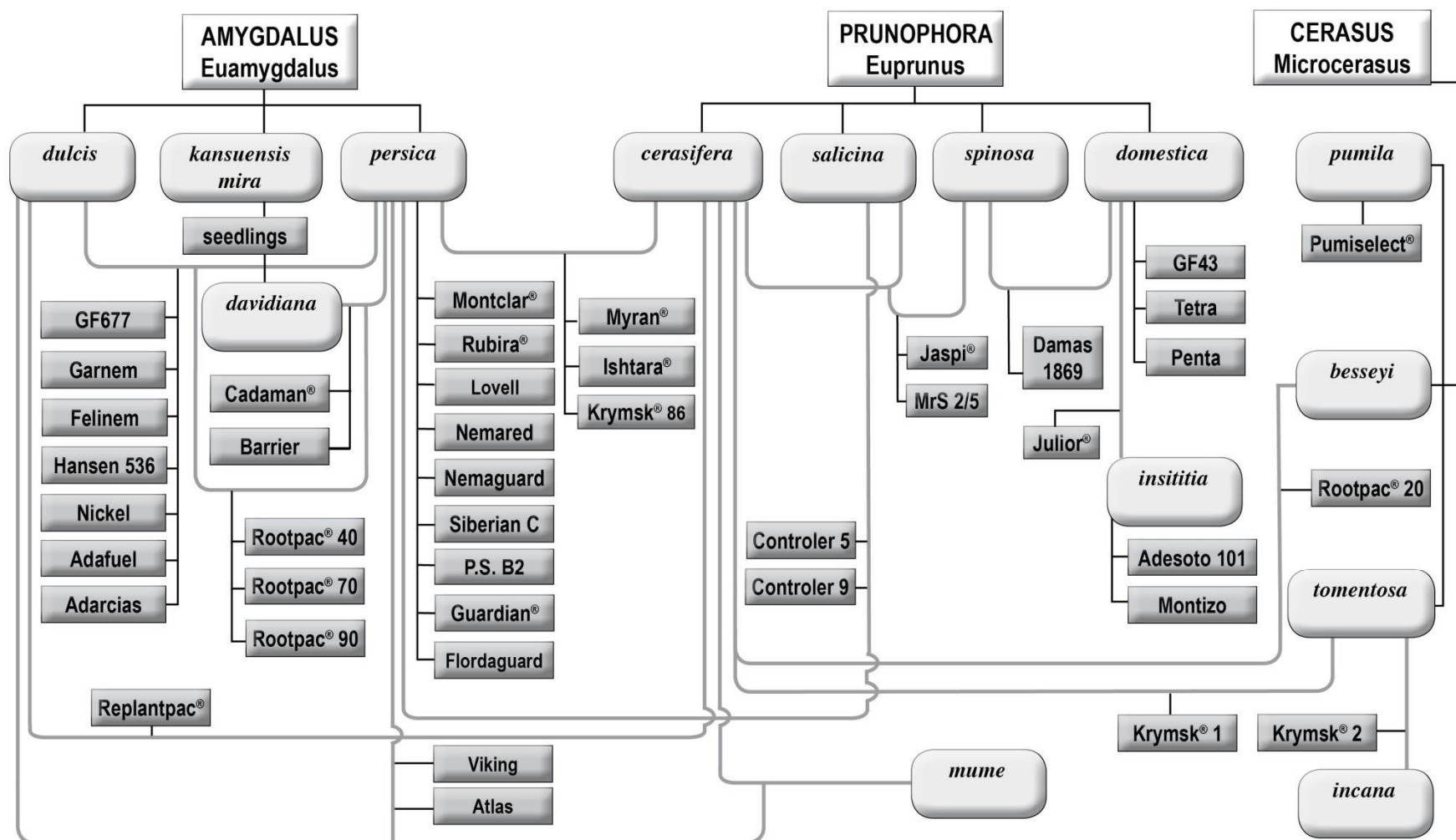


Figure 2: Liste des principaux porte-greffes du pêcher classés en fonction de la classification de Rehder (les noms des espèces sont écrits en italique dans des rectangles arrondis et les noms des porte-greffes sont écrits en gras) (Duval, 2015).



Certains porte-greffes comme l'hybride pêcher\*amandier GF677 ont été obtenus par hybridation naturelle et introduit à partir de prospection. Lorsque l'on utilise des espèces différentes de la variété à greffer, il est nécessaire de vérifier la compatibilité au greffage dans le processus de sélection.

Les principaux objectifs des programmes de l'amélioration génétique de *Prunus* sont la recherche de résistance aux stress biotiques (ravageurs et maladies) de la tolérance aux stress abiotiques (sécheresse, asphyxie racinaire, calcaire, salinité), de la recherche d'une gamme de vigueur élevée à nanisante, du contrôle de la qualité des fruits (Beckman and Lang 2003; Martínez-Gómez et al. 2003; Xiloyannis et al. 2007). Les différentes espèces *Prunus* présentent une variabilité génétique pour l'ensemble de ces caractères (Tableau 3) et la sélection de nouveaux porte-greffe consiste à les pyramider par des croisements inter ou intra spécifique.

**Tableau 3: Caractéristiques principales des espèces *Prunus* utilisées comme porte-greffe du pêcher (Duval 2015)**

Espèce <i>Prunus</i>	Vigueur	Tolérance			Compatibilité au greffage
		asphyxie	sécheresse	chloroses	
<i>dulcis</i>	3-5	1-2	5	5	5
<i>persica</i>	3-5	2-3	3	1-3	5
<i>cerasifera</i>	2-4	4-5	1-4	2-5	1-4
<i>armeniaca</i>	3-4	3	2-4	2-4	1-4
<i>domestica</i>	2-4	4-5	2	2-4	1-4

Évalué de 1 (faible) à 5 (fort)

Avec le changement climatique qui risque de provoquer des phénomènes extrêmes de sécheresse et d'inondation, la recherche de porte-greffe tolérant à la sécheresse et à l'asphyxie racinaire devient un objectif incontournable.

- **L'asphyxie :**

L'asphyxie racinaire est causée par un mauvais drainage dans les sols après des inondations, des fortes précipitations ou des irrigations transitoires produisant un environnement anaérobie autour des racines. Pendant la respiration anaérobie des racines, des métabolites potentiellement toxiques tels que l'éthanol, l'acide lactique, l'acétaldéhyde et les composés cyanogènes peuvent s'accumuler dans la plante. Enfin, l'acidose cytosolique peut se produire dans les cellules, en raison de l'accumulation de l'acide lactique dans le cytoplasme, ce qui conduit à la mort cellulaire (Kozłowski 1997; Liao and Lin 2001).

Les arbres du genre *Prunus* sont souvent intolérants à l'asphyxie racinaire, en comparaison avec d'autres espèces comme le pommier, poirier et cognassier (Andersen et al. 1984). Parmi les différentes espèces de *Prunus*, le Myrobolan *P. cerasifera* L. et le prunier européen *P. domestica* L. sont considérés comme tolérants à l'asphyxie racinaire (Ranney 1994). Par contre l'hybride pêcher\*amandier GF677 est sensible (Amador et al. 2009).

Kozłowski (1984) a classifié certains porte-greffes *Prunus* en fonction de leur tolérance à ce stress dans les catégories suivantes :

- Résistant : Damas de Toulouse, GF1869, GF8-1.
- Modérément résistant: Myrobolan B, St-Julien A, Bromptom.
- Modérément sensible: *P. salicina*.
- Extrêmement sensible: Abricotier, cerisier, pêcher(GF305).



- **Le déficit hydrique**

Le déficit hydrique est considéré comme un des facteurs déterminants de la production des arbres fruitiers. Ses effets néfastes et les différentes réponses des plantes vont être discutés en détail dans les sections qui suivent. La tolérance au déficit hydrique varie entre les espèces et dans la même espèce en fonction du potentiel génétique. Il a été reporté dans la littérature que les porte-greffes d'amandier sont tolérants à la contrainte hydrique et ils ont des mécanismes adaptatifs comme l'ajustement osmotique et la production d'un système racinaire profond et ramifié (Isaakidis et al. 2004; Nyújtó 1968). Les porte greffes de type prunier seraient moins adaptés aux conditions de déficit hydrique. Par contre, ils sont mieux positionnés dans la tolérance à l'asphyxie racinaire (García Brunton et al. 2004). L'abricotier est aussi considéré comme tolérant à la contrainte hydrique, il présente des caractères xéromorphiques qui lui permettent de supporter les saisons sèches (Torrecillas et al. 2000).

- **La sensibilité au calcaire**

Une autre contrainte est causée par la sensibilité des porte-greffes aux sols calcaires qui provoquent la chlorose ferrique. Les génotypes de *Prunus* tolèrent différemment cette contrainte. Selon une étude basée sur l'activité de l'enzyme Chélate ferrique réductase (FC-R), (Jiménez et al. 2008) ont classé les 17 différents porte-greffes étudiés en trois catégories :

- Relativement tolérants : (Adesoto, Feliném, Krymsk 86, et GF 677).
- Modérément tolérants : (Garnem, Gisela 5, Krymsk 1, Torinel, et Avifel).
- Sensible: (Barrier, Cadaman).

Shi et Byrne (1995) ont reporté que l'amandier est le plus tolérant à la chlorose induite par les bicarbonates de potassium. Les génotypes de pêcheurs sont plutôt sensibles aux sols calcaires.

- **La salinité**

La salinité est un problème qui s'aggrave de plus en plus, en particulier dans les terres irriguées situées dans des zones semi-arides. Les concentrations élevées en  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  dans la solution de sol induisent un stress osmotique, un risque de toxicité par des ions spécifiques, des carences en certains nutriments et une réduction de rendement et de qualité (Parida and Das 2005). La capacité de tolérer la salinité dépend de la capacité des racines à exclure ou à séquestrer des ions potentiellement toxiques. Par conséquent, le rôle du porte-greffe est crucial dans la détermination de la performance de l'arbre sous ces conditions salines (Grattan and Grieve 1998). Des études antérieures ont montré que beaucoup d'espèces du genre *Prunus* sont considérées comme sensibles au stress salin (Andreu et al. 2011; Greenway and Munns 1980). Néanmoins, ces différentes espèces présentent différents degrés de tolérance. Les pruniers, et spécialement le Myrobolan et l'hybride pêcheur\*amandier « Bright » sont parmi les espèces les plus tolérantes. Par contre le pêcheur « Nemared » est parmi les moins tolérants (El-Motaium et al. 1994).

- **Les critères biotiques**

Les programmes de l'amélioration génétique visent aussi à sélectionner des génotypes résistants aux différentes contraintes biotiques, qui incluent les insectes, les champignons, les bactéries et les nématodes. La recherche de porte-greffes résistants aux nématodes à galle (*Meloidogyne* sp.) est devenue incontournable dans tous les programmes d'amélioration des porte-greffes *Prunus* (Reighard and Loreti 2008). Deux gènes de résistance ont été identifiés, le gène Ma chez le prunier myrobolan (Claverie et al, 2011) et le gène *Rmia* chez le pêcheur (Duval et al, 2014). Le gène Ma apporte une résistance à toutes les espèces *Meloidogyne* (*Meloidogyne arenaria*, *M.hapla*, *M.hispanica*, *M.incognita* et *M.javanica*) alors que le gène *RMia* apporte la résistance à *M.incognita* et *M.arenaria*. Ces deux gènes peuvent être maintenant sélectionnés par sélection assistée par marqueurs moléculaires mis au point pour chacun d'entre eux.

- Les critères agronomiques

La vigueur des porte-greffes est un caractère important car elle a un effet sur la taille et la productivité de l'arbre, ainsi que sur la qualité des fruits (Caruso et al. 1997). Les porte-greffes sont souvent répartis en trois classes selon leur vigueur : vigoureux, moyennement vigoureux, nain.

Généralement, les arboriculteurs sont intéressés par des porte-greffes vigoureux pour avoir une bonne productivité et une meilleure résistance aux stress abiotiques, mais pour des vergers haute densité ou des vergers piétons, on recherchera des porte-greffes moins vigoureux ou nanisant. Pour chaque espèce fruitière, on dispose d'une gamme de porte-greffes plus ou moins vigoureux.

Pour les porte-greffes clonaux, l'aptitude au bouturage ligneux ou la multiplication par culture in vitro sont des critères à prendre en compte (Cambra 1990; Nicotra and Pellegrini 1989; Webster 2010). Il existe une grande variabilité pour ce caractère entre les différentes espèces *Prunus* et l'étude de cette variabilité a été la première partie de ma thèse.

## 1.4. Objectifs de la thèse

Cette thèse a été conduite à l'INRA pour répondre essentiellement à la demande de l'université de Damas qui a financé ce travail.

Les espèces fruitières de genre *Prunus* occupent une place importante dans la production agricole en Syrie. La production de la pêche et de la cerise ont presque doublé entre 2004 et 2013. La production de prune a aussi augmenté de 50% durant cette période (Ministry of Agriculture and Agrarian Reform of Syria, 2013). La Syrie est le 15ème pays producteur d'abricot avec 65000 tonnes et le 7ème pays producteur d'amande en 2013 avec 8300 tonnes (FAOSTAT, 2015).

Cette forte croissance dans la production des fruits à noyaux est essentiellement liée à la sélection et l'introduction des nouvelles variétés et porte-greffes d'un côté, et grâce à l'utilisation des techniques modernes de l'irrigation notamment goutte-à-goutte.

Les techniques de multiplication des plantes en Syrie sont souvent classiques, la culture in vitro est peu utilisée dans les pépinières à cause des coûts très élevés des installations. Les pépiniéristes dépendent principalement des méthodes moins coûteuses pour multiplier les plants. Le bouturage ligneux est une technique qui ne nécessite pas d'installations particulières, ni de technicité et donc peut être utilisée par des simples pépiniéristes pour la multiplication des porte-greffes de *Prunus* (Stanica 2007).

Le premier objectif de cette thèse est donc d'explorer l'aptitude au bouturage ligneux dans une collection génétique *Prunus* et essayer de corréliser cette aptitude au bouturage à la classification botanique.

Les programmes de l'amélioration génétique en Syrie se focalisent aussi sur la sélection des génotypes les mieux adaptés à la sécheresse. C'est le facteur déterminant le plus important de la production agricole dans un pays où la pluviométrie ne dépasse pas dans certaines régions les 300 millimètres par an.

Des centres locaux, régionaux et internationaux se sont trouvés en Syrie comme CGRSA (Commission générale de la recherche scientifique agricole), ACSAD (Centre Arabe des études des zones arides et semi-arides) et ICARDA (centre internationale des recherches agronomiques dans les zones arides). Des progrès considérables ont été réalisés pour les grandes cultures notamment le blé mais aussi pour les arbres fruitiers comme le pistachier.

Notre deuxième objectif est de déterminer les grandes lignes des réponses de certains porte-greffes *Prunus* à la fois dans la partie aérienne et plus en détail sur le système racinaire, cela nous permettra de mieux comprendre l'adaptation des porte-greffes *Prunus* à la contrainte hydrique.

## **2. Analyse de la variabilité pour l'aptitude au bouturage ligneux chez les espèces *Prunus***

## 2.1 Introduction bibliographique

### 2.1.1. Initiation des racines à partir des boutures

La multiplication végétative repose sur l'aptitude d'un végétal à pouvoir reconstituer un individu, identique à lui-même, à partir d'un organe (tige, racine, feuille . . .), d'un tissu ou d'une cellule.

Une «bouture» prélevée d'une plante, dans des conditions appropriées, peut produire un nouveau système racinaire et des nouvelles pousses, et finalement donner un individu entier avec une proportion équilibrée entre le système racinaire et la partie végétative. Les racines qui se forment autrement que sur l'embryon ou par ramification de la racine primaire sont appelés racines adventives. La formation de ces racines est une étape clé dans la multiplication végétative (Pop et al. 2011).

La capacité de produire des racines adventives est variable d'une espèce à une autre (Hartmann et al. 1997). Les racines adventives sont produites, soit naturellement, soit accidentellement à la suite d'une blessure ou d'une manière provoquée, dans les conditions du bouturage.

### 2.1.2. Changements histologiques au cours de l'enracinement

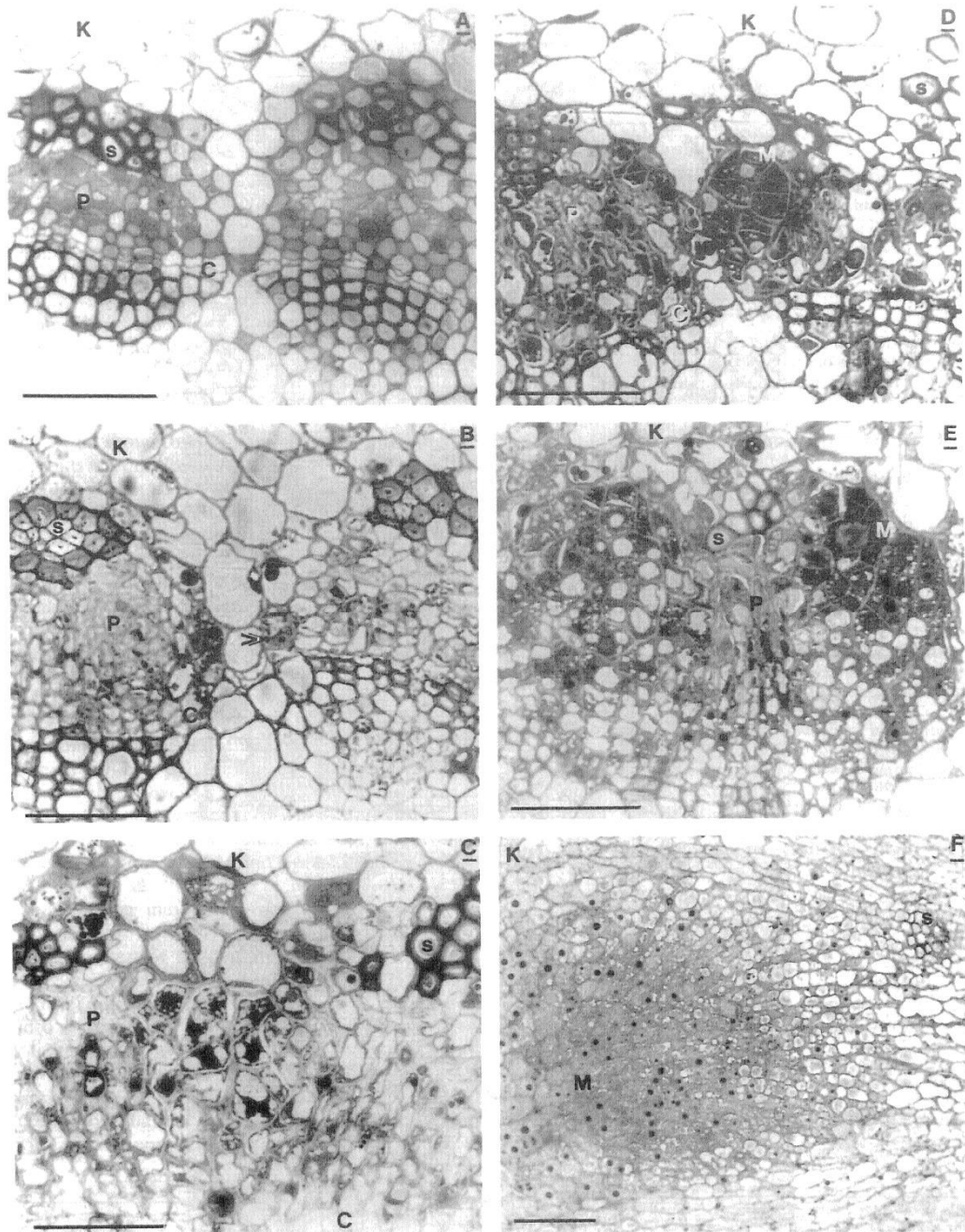
Les boutures subissent des modifications anatomiques complexes au niveau de leurs bases. Ces changements incluent les réponses aux blessures, et tous les processus qui conduisent à la formation des racines adventives depuis l'activation des cellules originaires des racines jusqu'à l'émergence de ces racines adventives.

Des observations histologiques faites par Klerk et al. (1995) ont permis de suivre l'enracinement adventif de micro boutures de pommier, et selon eux, la formation des racines adventives passe par trois phases successives : la dédifférenciation, la formation des méristémoïdes et finalement le développement des primordia et leur croissance jusqu'à l'émergence de la racine.

Les trois phases essentielles du développement des racines adventives sont :

- 1- la dédifférenciation des cellules de la zone cambiale, près du phloème. Ces cellules présentent un cytoplasme dense, une accumulation de grains d'amidon et des nucléoles apparents. Ce sont les premières à commencer les divisions cellulaires dès le 2ème jour du traitement avec l'hormone.
- 2- la formation des méristémoïdes racinaires dès le 4e jour de traitement, provenant de la division mitotique de cellules qui ont regagné leurs caractéristiques méristématiques par la dédifférenciation. Un méristémoïde se compose de 30 cellules environ dont les nucléoles sont larges.
- 3- La formation des primordia des racines au 7e jour. Ils sont identifiables par leur forme conique, et la mise en place d'une connexion vasculaire entre les racines adventives et les tissus vasculaires. Les racines émergent de la tige après 10 jours.

La micrographie suivante représente les différentes phases histologiques de formation des racines adventives (Figure 3)



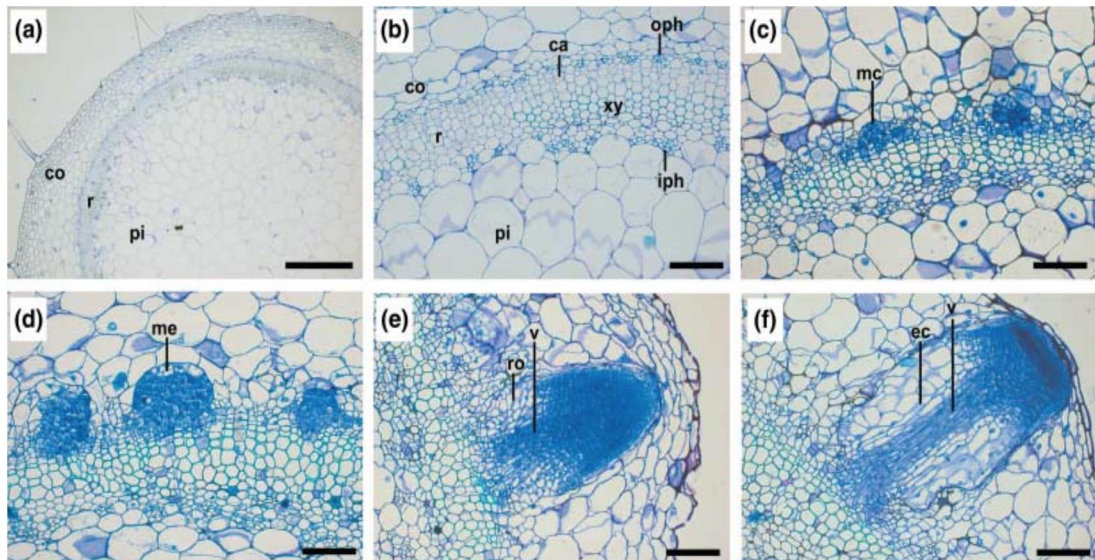
**Figure 3: Micrographie qui représente les changements histologiques au cours de la formation des racines adventives (Klerk et al. 1995).**

**P** : le phloème, **K** : les cellules corticales, **S** : les cellules sclérenchymateuses, **C** : cambium, **M** : le méristémoïde; >> indiquer les premiers initiaux racinaires; les barres sont 50µm

- Image (A) : section transversale avant le traitement auxinique.
- Image (B) : Les premiers changements histologiques ont eu lieu après 24 heures de traitement auxinique. Des cellules proches du cambium et adjacentes aux faisceaux vasculaires ont développé un noyau volumineux et un cytoplasme dense.
- Image (C) : Après 48h les cellules ont commencé à se diviser et à former des rangées de cellules redifférenciées.
- Image (D) : à J3 des petits groupes de ces cellules se rassemblent et forment des méristémoïdes.
- Image (E) : après le J4 le méristémoïde continue son développement et son volume grandit.
- Image (F) : Au bout de J7 le méristémoïde est complètement développé et commence à pénétrer le cortex.



Les mêmes étapes que les précédentes ont été observées lors de la formation des racines adventives sur les plantes herbacées comme les boutures de tiges de Pétunia (*Petunia hybrida*) (Ahkami et al. 2009).



**Figure 4: Etapes successives de la formation des racines adventives à partir des boutures de tiges de Pétunia (*Petunia hybrida*) (Ahkami et al. 2009).**

**Co** : Cortex, **pi** : le parenchyme, **r** : les tissus conducteurs, **oph** : le phloème externe, **ca** : le Cambium, **xy** : le xylème, **iph** : le phloème interne, **me** : méristémoïdes racinaires, **mc** : les premiers initiaux racinaires, **ro** : cortex racinaire, **v** : vaisseaux vasculaires, **ec** : cellules allongées.

- Image (A) et (B) : anatomie de la tige au moment de l'excision.
- Image (C) : les premières cellules (mc) du futur méristème racinaire sont visibles après 3 j.
- Image (D) : les premiers méristèmes racinaires (me) sont identifiés après 4 j.
- Image (E) : après 6 j les primordia racinaires se différencient avec la mise en place du cortex racinaire (ro) et des vaisseaux vasculaires (v).
- Image (F) : après 8 j, la racine adventive émerge progressivement. Les vaisseaux vasculaires centraux (v) sont formés et sont entourés par des cellules allongées de la zone.

Les barres représentent 100µm

### 2.1.3. Rôle du cal dans l'enracinement

Après avoir préparé les boutures et les avoir mises sous conditions environnementales favorables à l'enracinement, le cal se développe habituellement à l'extrémité basale des boutures. Pour favoriser la formation de cal les bases des boutures doivent être stockées dans un endroit obscur, humide, avec une source de chaleur au niveau des bases des boutures (26°C) (Rombough and Swain 2002).

Le cal est une masse irrégulière de cellules de parenchyme à divers stades de lignification (Sadhu 1989). Ce cal provient de jeunes cellules de la région du cambium vasculaire. Différentes cellules du cortex et de la moelle peuvent aussi contribuer à sa formation. Dans la plupart des cas, la formation de cals et la formation de racines sont indépendantes l'une de l'autre (Hartmann et al. 1997). Chez certaines espèces cependant, par exemple *Hedera helix* (phase adulte), l'origine des racines adventives a été trouvée dans le tissu calleux lui-même qui s'est formé à l'extrémité basale des boutures. Dans de tels cas, la formation de cals est un précurseur de l'enracinement adventif (Girouard 1967).

Souvent, les boutures forment des racines après la formation de cals mais ces deux phénomènes peuvent se produire simultanément (Sadhu 1989). Dans certains cas, l'apparition tardive des racines peut être due à la formation d'un cal épais qui est considéré comme une barrière mécanique à l'enracinement (PtefanTtT et al. 2005).

Généralement, la présence de cals dans la région de connexion vasculaire est considérée comme un problème, parce qu'elle rend la zone de raccordement très fragile. Il est souhaitable que la racine adventive ait un lien direct avec le cambium vasculaire (Brondani et al. 2012).

Nous pouvons conclure que la formation de cals à la base des boutures est influencée par le génotype (Cristofori et al. 2010). Il empêche les agents pathogènes d'envahir les blessures (PtefanTtT et al. 2005). La formation de cal peut stimuler l'enracinement quand la concentration de l'auxine utilisée est modérée (Exadaktylou et al. 2009; Fang et al. 2010), Elle peut être considérée comme un signe primaire de réponse de la bouture au traitement hormonal, parce que le cal est stimulé par l'auxine (Howard et al. 1984).

#### **2.1.4. Facteurs influençant l'enracinement**

La formation des racines adventives est un processus physiologique complexe qui est influencé par différents facteurs endogènes et exogènes comme la composition génétique de pieds-mères, leurs état physiologique, et plusieurs autres facteurs environnementaux (Makouanzi et al. 2014).

##### *2.1.4.1. Traitement hormonal avec l'auxine*

Depuis la découverte de l'auxine par F.W. Went en 1928, les recherches sur les hormones végétales sont très nombreuses. Parmi ces hormones, l'auxine joue un rôle essentiel dans plusieurs processus de développement des plantes (Zhao 2010).

L'auxine joue notamment un rôle central dans la formation des racines adventives. Il agit d'une façon synergique ou antagoniste avec d'autres hormones pour déclencher une série de processus qui participent à la formation des racines adventives (Pacurar et al. 2014; Vanstraelen and Benkova 2012).

Au départ l'auxine a été découverte dans les plantes sous forme d'IAA (acide indole acétique), c'est la forme la plus répandue dans les plantes. Une autre forme existe aussi, c'est IBA (acide indole butyrique). Il est moins répandu que l'IAA, même si des recherches récentes ont prouvé son existence dans certaines espèces (Ludwig-Müller and Epstein 1991; Sutter and Cohen 1992). C'est d'ailleurs la forme la plus utilisée et la plus efficace pour stimuler l'initiation des racines adventives (Hartmann et al. 1977; Zimmerman and Wilcoxon 1935).

D'autres auxines synthétiques sont aussi utilisées pour des usages de multiplication végétative comme le NAA (acide naphthalène acétique) et le 2,4-d (L'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique).

L'auxine IAA est synthétisée dans les tissus des jeunes feuilles et les bourgeons apicaux et les semis à partir de tryptophane (Normanly 2010), puis il est transporté par la voie cellulaire par diffusion ou à l'aide des protéines membranaires (Kramer and Bennett 2006) ou via les vaisseaux de phloème (Davies 2010) pour atteindre les lieux de fonction dans tous les parties de la plante.

L'auxine maintient la dominance apicale et prévient le développement des bourgeons latéraux. Elle intervient dans le tropisme des plantes et stimule la division cellulaire des cellules de cambium et des tissus vasculaires (Aloni 1995). Elle retarde la senescence des feuilles et la maturation des fruits et stimule la formation de fruits parthénocarpiques (Sauer et al. 2013)

L'application exogène de l'auxine a un rôle décisif dans l'initiation des racines adventives chez un grand nombre d'espèces (Benjamins and Scheres 2008; Blakesley et al. 1991). Son utilisation a permis de multiplier plusieurs espèces reconnues avoir du mal à émettre des racines adventives.



La réponse des plantes à l'auxine n'est pas universelle, ce qui nécessite des recherches pour définir la concentration la plus adaptée pour chaque espèce végétale avant de commencer la multiplication végétative à grande échelle.

Même s'il est largement admis que le traitement avec AIB est habituellement nécessaire (Canli and Bozkurt 2009; De Klerk et al. 1999), une concentration trop élevée d'AIB pourrait jouer un rôle opposé et inhiber l'enracinement et par conséquent diminuer le nombre de boutures qui survivent (Sulusoglu and Cavusoglu 2010),

D'autres manipulations peuvent améliorer l'enracinement comme l'augmentation de la surface de coupure à la base de la bouture en les coupant en biais, ou en faisant des incisions longitudinales de 1 à 2 cm à la base des boutures. Ces manipulations augmentent l'effet stimulant des blessures sur l'initiation des racines adventives chez plusieurs espèces végétales et améliorent ainsi l'enracinement (Al-Salem and Karam 2001; Mackenzie et al. 1986).

Le tableau 4 résume les recherches qui ont été effectuées sur des collections génétiques de *Prunus* en précisant le type de la bouture et la concentration de l'auxine.

#### *2.1.4.2. Etat des pieds mères*

Quel que soit le type de boutures (ligneuse, semi-ligneuse ou herbacée) leur qualité et l'enracinement dépend fortement des caractéristiques des pieds-mères (Peer and Greenwood 2001). L'âge des pieds-mères, influence l'enracinement des boutures car il reflète l'état de juvénilité. Les boutures prélevées sur des pieds-mères âgés ont un taux d'enracinement réduit (Husen and Pal 2006).

Plusieurs facteurs liés à l'état physiologique du pied mère déterminent la capacité d'enracinement des boutures. Le statut nutritif du pied-mère et essentiellement le ratio C/N est positivement corrélé avec la réussite au bouturage (Dag et al. 2012). Les composantes phénoliques, la concentration interne de l'auxine, les carbohydrates et les nutriments sont aussi des facteurs déterminants de la capacité au bouturage (da Costa et al. 2013; Szecskó et al. 2006).

L'état sanitaire des pied-mères et l'absence de virus et maladies sont des critères importants pour produire des plantes saines et de bonnes qualités.

**Tableau 4: Bibliographie de la multiplication des espèces *Prunus* par boutures ligneuse.**

Espèce	Type de bouture	Concentration de l'auxine (mg/L)	Résultat principal	Référence
406 espèces, cultivars et hybrides de <i>Prunus</i>	Ligneuse	2000	Amandier 1.5%, Abricotier 3.5%, Pêcher 22.5%, Prunier entre 28.1 et 42.5%, cerisier 30.7%	(Reighard et al. 1990)
164 variétés de pêcheurs et 65 variétés de pruniers	Ligneuse	2000	141 variétés de pêche et 38 de prunier ont une bonne aptitude au bouturage	(Nicotra and Damiano 1975)
Plusieurs variétés de pêcheur	Ligneuse et semi-ligneuse	2000	Les variétés Spring Crest, Arm King et pêcheur*amandier ont un pourcentage de réussite le plus élevé. Les variétés Andross, Flavour Crest et Katerina sont les plus faibles	(Tsipouridis et al. 2003)
GF667	Ligneuse	1000 et 2000	Les boutures de 30 cm de longueur dont le bourgeon supérieur est au niveau du sol et qui ont été traitées avec L IBA 2000 mg/L ont donné le pourcentage le plus élevé 76%	(Tsipouridis and Thomidis 2004)
<i>P. munsoniana</i> , <i>P. insititia</i> , <i>P. domestica</i>	Ligneuse	2000	Cette concentration a été utilisée pour étudier l'effet de la phase phénologique, des conditions environnementales et des caractéristiques biochimiques des boutures sur leur pourcentage de réussite	(Szecskó et al. 2007)
<i>P. cerasifera</i>	Ligneuse	2000	Fin d'Octobre et début Novembre est la période qui a donné le meilleur résultat dans le nombre de boutures survivantes	(Sandor et al. 2009)
5 variétés de pêcheur	ligneuse et semi-ligneuse	1500	Pour les deux types de boutures cette concentration a donné un taux de réussite entre 28 et 89%	(Oliveira et al. 2003)
4 variétés de ( <i>P. mahaleb</i> L.)	Ligneuse	2000	Le pourcentage de réussite varie entre 35 et 60%	(Christov and Koleva 1995)
3 géotypes de pêcheur	Ligneuse	1500	Malgré les variations entre les géotypes, une concentration de 1500 mg/L d'acide indole butyrique a été trouvée efficace avec la plupart des cultivars	(Erez and Yablowitz 1981)
<i>P. laurocerasus</i>	Semi-ligneuse	2000	80% de réussite au bouturage avec une meilleure qualité des plants produits a été trouvée avec cette concentration	(Sulusoglu and Cavusoglu 2010)
Prunier : Sarierik	Semi-ligneuse	1500 et 2000	Le meilleur pourcentage d'enracinement (87,5%) a été obtenu avec 1500 mg/L d'IBA suivi par 75% avec 2000 mg/L	(Canli and Bozkurt 2009)

#### 2.1.4.3. Conditions environnementales

Durant le processus d'enracinement, les boutures traversent une période difficile pendant laquelle elles subissent l'absence de système racinaire tout en subissant une perte continue d'eau par la transpiration ou par les surfaces des coupes. Pendant cette phase le taux d'humidité doit être maintenu élevé pour réduire au maximum le dessèchement des boutures (Loach 1991).

Des systèmes d'irrigation spécifiques sous forme des brumisations multiples sont utilisés dans les pépinières pour que l'humidité ne baisse pas en dessous d'un certain seuil (85-90%). D'autres pratiques visent à réduire les pertes en eau et aident à améliorer la réussite au bouturage comme cirer les entêtes des boutures ligneuses et ne garder que deux demi-feuilles seulement sur une bouture ligneuse.

La température est parmi les facteurs importants à gérer pendant l'enracinement. Elle affecte la formation de cals, le taux d'enracinement, la vitesse de formation des racines, et le développement des racines et des pousses. La température optimale du substrat varie en fonction des génotypes mais généralement une température entre 20 et 30°C est optimale pour la première phase de l'enracinement (Hansen 1989). La température ambiante doit être maintenue légèrement inférieure, de 2 à 5°C, par rapport à la température de substrat, ce qui permet de ralentir le développement des pousses en attendant la mise en place d'un système racinaire.

La composition et la structure de substrat utilisé dans l'enracinement sont des facteurs importants. Le substrat sert à maintenir les bases des boutures à l'abri de la lumière, tout en assurant un bon apport hydrique et sans provoquer un manque d'oxygène. Généralement un mélange d'un composant organique (par exemple la tourbe) et d'un composant minéral (par exemple la perlite, la vermiculite, du sable grossier) répond à ces conditions. En règle générale, le volume d'air ne doit pas être en dessous de 15 % de volume de substrat pour assurer l'aération du substrat et la présence d'oxygène (Gislerød 1983).

#### 2.1.4.4. Les gènes impliqués

Les recherches de l'effet génétique sur l'enracinement des boutures sont nombreuses, un certain nombre de gènes impliqués dans la formation de racines adventives chez *Arabidopsis thaliana* ont été identifiés comme (ARF17) (Sorin et al. 2005). Le gène (5NG4) qui est impliqué dans la formation des racines adventives a été également identifié chez *Pinus taeda* L. {Busov, 2004 #186}

Dans d'autres espèces, l'identification des QTLs liés à l'aptitude au bouturage a été fait par exemple chez l'*Eucalyptus* (Grattapaglia et al. 1995; Marques et al. 2002), chez le *Citrus sunki* (Siviero et al. 2003) et chez le *Quercus robur* (Scotti-Saintagne et al. 2005).

## 2.2. Matériel et Méthodes

### 2.2.1. Matériel végétal

L'étude de l'aptitude au bouturage a été réalisée sur la collection de ressources génétiques porte-greffe de l'INRA - GAFL conservée sur le domaine Saint Maurice à Montfavet. Cette collection est maintenue sous forme de pieds-mères sous tunnel insect-proof en pots de 32l (Figure 5). Une sauvegarde est conservée au champ sur le domaine des garrigues situé également au domaine St Maurice à Montfavet. Cette collection comprend 22 espèces *Prunus* et plusieurs hybrides interspécifiques. Le nombre de clones par espèce est variable et va de un clone à une cinquantaine de clones pour le pêcher. Au total, 222 génotypes ont été sélectionnés (cf tableau 5). 70 clones pour la section *Amygdalus*, 123 pour la section *Prunophora*, 24 hybrides interspécifiques *Amygdalus\*Prunophora* et 5 clones de la section *Cerasus*.



Figure 5: Plantes mère de la collection génétique.

### 2.2.2. Réalisation des boutures ligneuses

Dans cette étude notre objectif n'est pas de trouver la concentration optimale d'AIB pour chaque génotype mais plutôt d'étudier la capacité d'enracinement par boutures ligneuses dans une large gamme de génotypes *Prunus*. Pour atteindre cet objectif, nous nous sommes basés sur des études précédentes dans lesquelles une concentration de 2000 mg/L d'acide indole butyrique avait donné un taux d'enracinement acceptable (Howard and Nahlawit 1972; Nicotra and Damiano 1975; Reighard et al. 1990; Tsipouridis et al. 2003).

#### 2.2.2.1. Préparation de la solution liquide d'AIB

Une solution-mère d'une concentration de 4000 mg/L a été préparée à partir d'AIB en poudre très peu soluble dans l'eau. Pour la dissoudre, une solution alcaline de KOH 1 mol/L a été ajoutée à 4 g de l'AIB dans un bécher de 500 mL, avec un agitateur magnétique. Le PH a été ajusté à 6.5 en

ajoutant quelques gouttes de HCL 1 mol/L. De l'eau ultra-pure a été ajoutée pour compléter le volume à un litre. Pour mieux conserver l'auxine et éviter sa dégradation, nous avons conservé cette solution à basse température et dans une bouteille foncée à l'abri de la lumière.

La solution de 2000 mg/L a été préparée juste avant le trempage en diluant 100 mL de la solution mère avec 100 mL d'eau distillée.

#### 2.2.2.2. *Réalisation des boutures*

Les boutures ligneuses sont faites à partir de la partie centrale des rameaux de l'année, prélevés sur les arbres adultes du conservatoire porte-greffe maintenus en pots de 32L et taillés chaque hiver.

La préparation de boutures a été faite du 1 et 15 Décembre 2011 pendant le repos de la sève sur des rameaux bien aoûtés avec des bourgeons en dormance en appliquant le protocole suivant :

Des boutures de 17 à 20 cm de longueur et de 6 à 8mm de diamètre sont coupées 1 cm au-dessous d'un bourgeon, puis conditionnées en paquets étiquetés, avant de traiter leurs bases avec l'acide indole butyrique (AIB) à 2000 mg/L. Les bases des boutures ont été immergées dans cette solution sur une hauteur de 1,5 cm pendant 30 secondes. Les boutures sont laissées à sécher pendant 30 minutes pour assurer l'absorption de l'hormone. Puis, les têtes (parties distales) sont trempées sur 1 cm dans la paraffine chauffée à 60°C pour éviter le dessèchement au niveau de la coupe supérieure. Quand les bases des boutures ont été sèches, un traitement avec un fongicide a été appliqué par trempage dans une solution de l'iprodione (2.5 g/L), pour éviter toute sorte de pourritures et champignons au niveau de la coupe basale.

Les paquets de boutures classés par génotype ont ensuite été conditionnés dans des manchons en plastique bien fermés pour conserver l'humidité à l'intérieur. Les paquets de boutures ont été stockés à température ambiante 20°C° pendant 18 à 20 jours. Après 20 jours, les boutures ont été placées en chambre froide à 2°C à 5°C pour la stratification afin de satisfaire les besoins en froid des bourgeons.



Figure 6: Ensachage et la stratification des boutures.



Après 5 semaines de stratification, les boutures sont plantées dans des caisses, un géotype par caisse. Le substrat utilisé était composé d'un mélange de terreau et de perlite (2/3, 1/3). Les caisses ont été remplies jusqu'au 25 cm de hauteur. Les boutures ont été enterrées sur la moitié de leur longueur, avec au moins 3 à 4 bourgeons non recouverts.



**Figure 7: Plantation des boutures dans des caisses.**

Après la mise en caisses, les boutures ont été arrosées régulièrement, les plantes ont été surveillées en continu pour assurer l'absence des maladies et programmer l'intervention si nécessaire.

### **2.2.3. Mesures et observations**

Cette expérimentation a duré 10 mois, dans les premiers mois nous avons étudié l'aptitude au bouturage et nous avons noté le cal et calculé le taux de réussite au bouturage. Ensuite nous avons étudié la croissance végétative et racinaire de plantes issues du bouturage.

#### **2.2.3.1. Notations des cals**

Des notations de développement de cal à la base de racines ont été effectuées au moment de la mise en chambre froide (mois de février) sur une échelle allant de 1 à 5. La note « 1 » représentant l'absence ou la quasi-absence de cal et la note « 5 » la présence d'un cal très développé (Figure 8). Des notations de présence de gomme, de brunissement du cal, d'apparition de premières racines à partir de cal et d'ébauches de racines sur la base de la tige ont été également effectuées.



**Figure 8: Échelle de notation de cal.**

#### **2.2.3.2. *Date de débourrement***

La date de débourrement pour chaque génotype a été prise lorsque 10 % des boutures ont commencé à débourrer. Dans certains cas, on a observé après le débourrement, la mort de la bouture. Cela était généralement associé à l'absence des racines, mais les jeunes feuilles ont pu se développer à partir des réserves présentes dans la bouture jusqu'à épuisement. Dans d'autres cas, il n'y avait aucun débourrement et les boutures sont mortes, le plus souvent en lien avec l'absence de cal et de racines.

#### **2.2.3.3. *Pourcentage d'enracinement***

Dans notre étude on a compté les boutures enracinées et non enracinées à la fin du mois de mai en observant bien la base de bouture. Une bouture enracinée est une bouture qui a produit au moins une racine de plus de 1 cm, et si aucune racine n'est détectée, elle est considérée comme non enracinée. Le pourcentage d'enracinement est le ratio représentant le nombre de boutures enracinées par rapport au nombre total de boutures préparées pour chaque génotype.

#### **2.2.3.4. *Etude de la croissance végétative et racinaire***

A cause de la capacité limitée de repoter toutes les boutures, nous avons choisi cinq génotypes représentatifs (vigoureux, moins vigoureux, et faiblement Vigoureux) pour chaque espèce et chaque type de croisement interspécifique. Pour chaque génotype, cinq répétitions ont été repotées, soit 25 plants par espèce. Nous avons exclus les espèces dont le nombre de génotype était inférieur à cinq et ceux qui n'ont pas réussi au bouturage. Nous avons placé les plantes sous tunnel insect-proof. Les 25 plants ont été excavés au mois de septembre. La croissance de la partie aérienne a été observée par la mesure de hauteur de la tige et son diamètre à la base. La croissance du système racinaire a été évaluée par la mesure de la longueur maximale des racines et du diamètre apical des 3 racines principales. Nous avons utilisé un mètre pour mesurer les longueurs et un pied coulisse pour mesurer les diamètres.

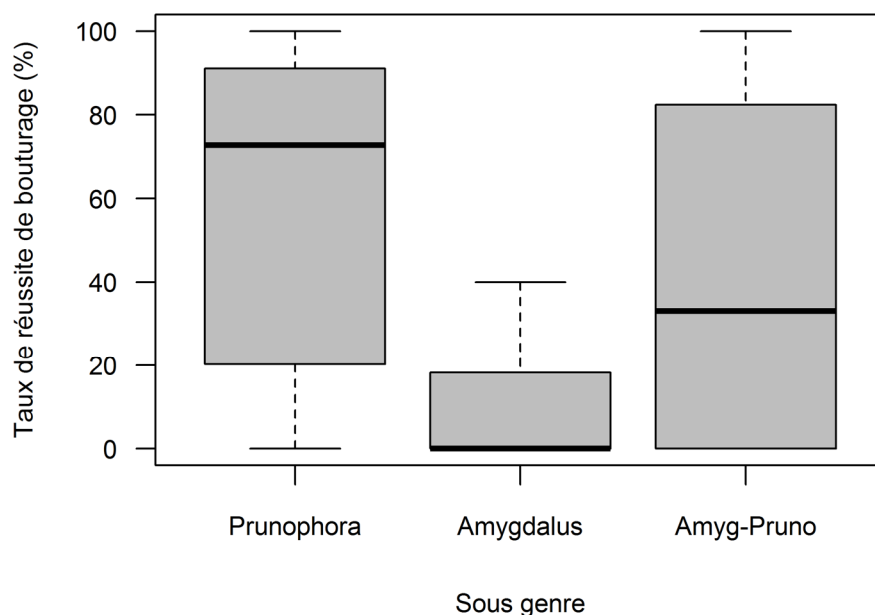
#### **2.2.3.5. *Analyses statistiques***

L'analyse de variance, ANOVA 1 facteur, a été effectuée avec le logiciel statistique R (R Development Core Team 2013). Les comparaisons entre sous-genres ou espèces ont été réalisées avec le test de Tukey.

## 2.3. Résultats

### 2.3.1. Pourcentage d'enracinement

On a fait une synthèse des données sur deux niveaux : le taux de réussite de bouturage par sous-genre *Prunus* (Figure 9) et par groupe d'espèces (Figure 10). Ces données regroupées par sous-genre *Prunus* ont été représentées graphiquement dans une boîte à pattes pour montrer les paramètres de dispersion (Figure 9).



**Figure 9: Taux de réussite de bouturage dans les deux sous genre *Prunus*, *Prunophora* et *Amygdalus* et les hybrides *Amygdalus\*Prunophora*.**

Pour l'analyse de l'aptitude au bouturage par sous-genre *Prunus*, le sous genre *Amygdalus* présente le taux d'enracinement le plus faible. Presque 50 % de génotypes qui appartiennent à ce sous-genre sont morts et quelques uns ont réussi modérément à se bouturer mais avec un taux ne dépassant pas 40%.

Le taux de réussite au bouturage dans le sous genre *Prunophora* varie de 0 à 100%, mais contrairement au précédent, ce sous genre a une bonne aptitude au bouturage. Plus de la moitié des génotypes issus du groupe *Prunophora* ont un taux de réussite qui dépasse 75%.

Les hybrides entre les deux sous genres *Prunophora* et *Amygdalus* ont une capacité au bouturage intermédiaire, nettement supérieure au sous genre *Amygdalus*, avec presque 50% de ces hybrides ayant un taux de bouturage supérieur à 40 %.

Le sous-genre *Cerasus* est présenté par un seul génotype « *Microcerasus* » qui a une bonne aptitude au bouturage mais ce résultat ne peut pas représenter l'ensemble du sous genre *Cerasus*.

Les analyses statistiques ont révélé des différences très significatives entre le sous genre *Amygdalus* et les deux autres sous genres ( $P < 0.05$ ), par contre il n'y a pas de différences significatives entre le sous genre *Prunophora* et le groupe *Amyg-Pruno* (hybrides *Amygdalus\*Prunophora*).



L'analyse par espèces ou groupes d'hybrides est présentée dans le tableau suivant où sont indiquées par espèces, le nombre de génotypes étudiés et la moyenne du taux de réussite au bouturage.

**Tableau 5: Nombre de génotypes par espèce ou groupe d'hybride et son taux de réussite.**

Sous genre	Espèce	Nombre de génotypes	Moyenne de taux de bouturage %
<i>Prunophora</i>	<i>armeniaca</i>	11	37.15 :bcd~
	<i>cerasifera</i>	59	71.18 :a~
	<i>domestica</i>	21	43.13 :bc~
	<i>marianna</i>	15	84.73 :a~
	<i>salicina</i>	13	21.39 :bcd~
	<i>spinosa</i>	4	50.45 :abcd~
<i>Amygdalus</i>	<i>dulcis</i>	7	0 :d~
	<i>persica</i>	48	10.44 :d~
	<i>persica * dulcis</i>	15	24.65 :bcd~
<i>Amyg-Pruno</i>	<i>dulcis * armeniaca</i>	6	4.16 :cd~
	<i>dulcis * cerasifera</i>	5	51.83 :abcd~
	<i>persica * cerasifera</i>	13	57.73 :ab~
<i>Cerasus</i>	<i>microcerasus</i>	5	63.39 :ab~

(Les lettres identiques indiquent qu'il n'y a pas de différence significative au niveau de 5%)

La comparaison entre espèces pour leurs aptitudes au bouturage révèle les points suivants :

-Dans le sous-genre *Amygdalus*, l'enracinement de l'espèce amandier a été nul pour tous les clones. Pour le pêcher, il a été de 10 %. En revanche la moyenne de reprise au bouturage pour les hybrides « pêcher \*amandier » a été de 24%, et donc supérieur aux deux espèces parentes.

-Les espèces du sous-genre *Prunophora* ont eu des taux d'aptitude au bouturage élevés ; les deux espèces *P armeniaca* (abricotier) et *P.salicina* (prunier japonais) sont celles qui ont les taux de bouturage les moins élevés. Les 3 espèces *P cerasifera*, *P domestica* et *P marianna* qui sont très utilisées comme porte-greffe *Prunus*, ont eu des taux de bouturage élevés avec 71% 43% et 84% respectivement.

-Les hybrides avec l'espèce *P cerasifera* ont eu également de bons taux de reprise au bouturage. Les hybrides *P persica\*P cerasifera*, *P dulcis\*P cerasifera* ont eu un taux de bouturage élevé 51% et 57%. L'espèce *P cerasifera* a certainement des gènes dominants d'aptitude au bouturage, ce qui expliquerait que la moyenne de ces hybrides est supérieure à la moyenne des deux espèces parentes, *P cerasifera* et *P persica* dans un cas, *P cerasifera* et *P dulcis* dans l'autre cas.

Ces résultats de l'aptitude au bouturage ont été calculés à partir des moyennes de tous les génotypes appartenant à la même espèce. Pour bien visualiser la variabilité génétique au sein de chaque espèce, on a représenté les boîtes à pattes du taux de réussite de bouturage par espèce. Nous observons que, le taux de réussite varie entre 0 et 100 % dans plusieurs espèces : *P domestica*, *P spinosa* et les hybrides *P dulcis\*P cerasifera*. Par contre, dans les espèces *P persica*, *P dulcis*, *P armeniaca* et le groupe hybride *P dulcis\*P armeniaca* on observe que la moitié des génotypes ont un taux de 0%. L'ensemble des génotypes des deux espèces *P cerasifera* et *P marianna* ont des aptitudes au bouturage élevés.

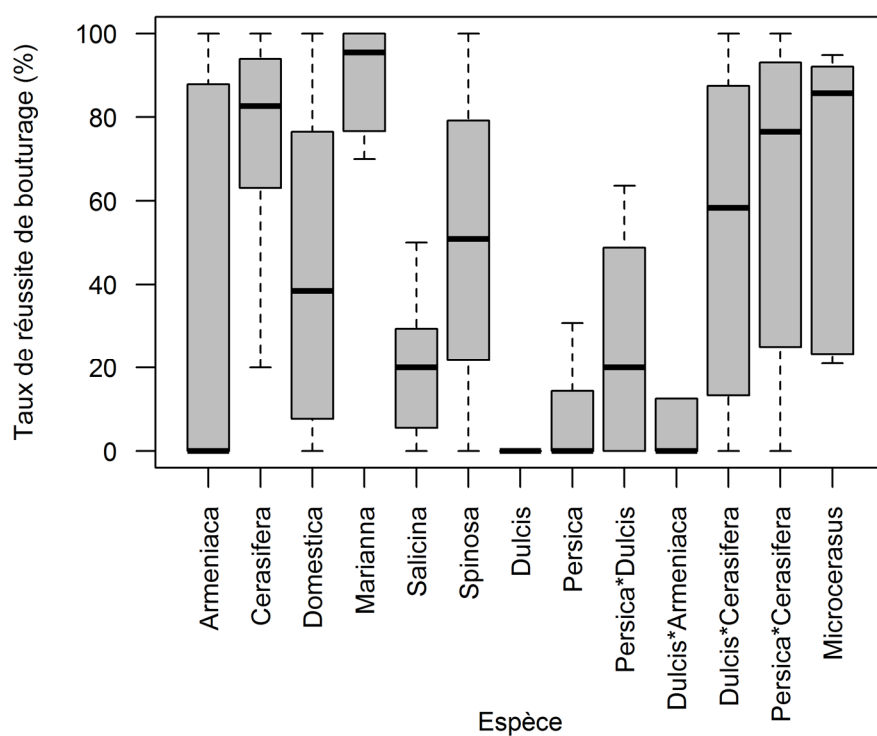


Figure 10: Taux de réussite de bouturage dans différentes espèces *Prunus* et groupes d'hybrides interspécifiques.

### 2.3.2. Notation de cal

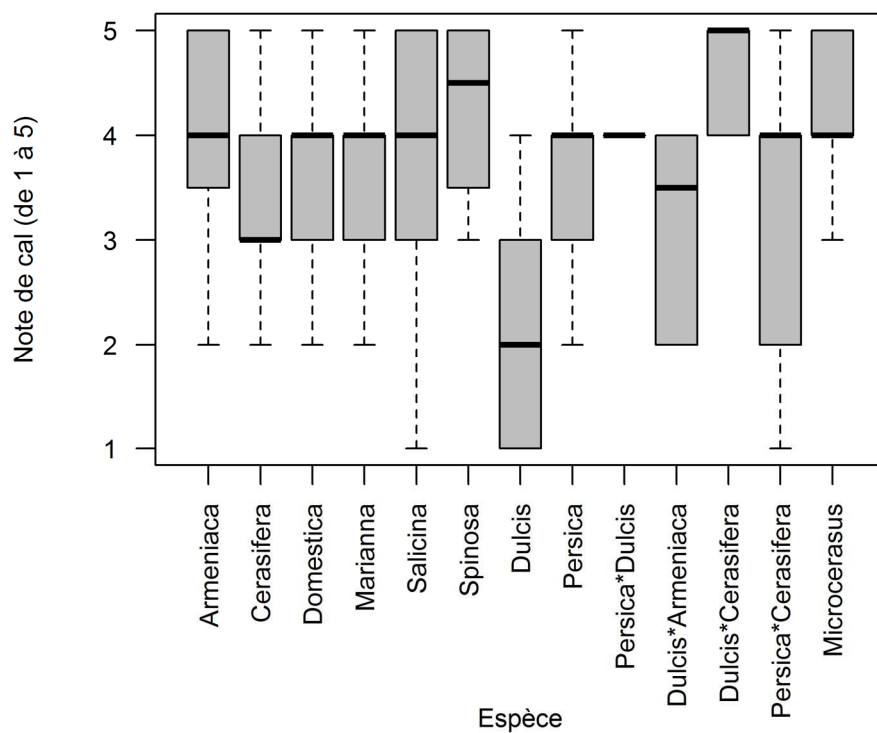


Figure 11: Note de cal dans les boutures par espèces *Prunus*.

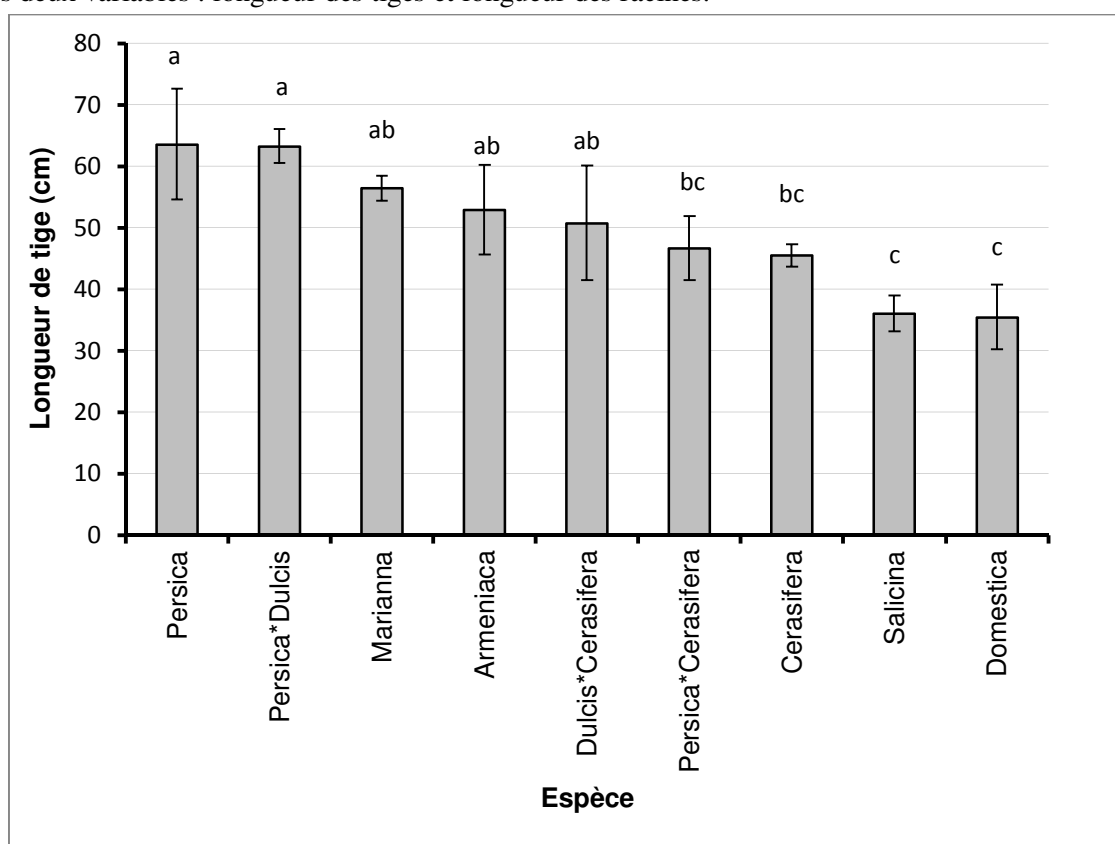
Dans la plupart des génotypes nous avons observé un cal bien développé aux bases des boutures, avec des notes de 3 et 4. (Figure 11), l'absence de cal a été observée surtout chez *P dulcis* et sur certains génotypes de l'espèce *P salicina* et certains hybrides *P persica*\**P cerasifera*.

Les analyses statistiques de la note de cal ne détectent aucune différence significative entre les groupes espèces. Des tests statistiques de corrélation entre la note de cal et le pourcentage d'enracinement pour chaque groupe espèce n'ont pas révélé de corrélation significative entre ces deux facteurs.

### 2.3.3. Croissance végétative et racinaire après enracinement

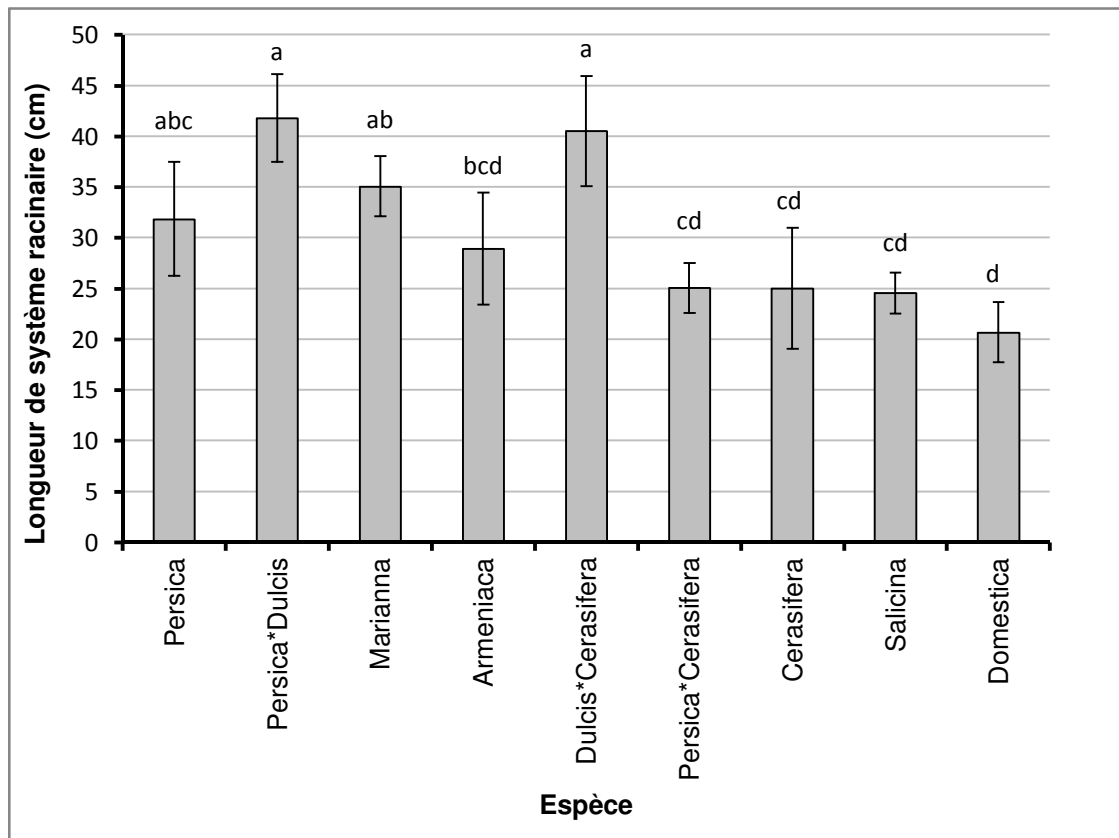
Les tests statistiques ne détectent pas de différences significatives entre les espèces pour les variables diamètre des tiges et diamètre des racines, mais en détecte pour les deux autres variables longueur des tiges et longueur des racines.

Les graphiques ci-dessous (Figure 12,13) représentent la moyenne des génotypes par espèces pour ces deux variables : longueur des tiges et longueur des racines.



**Figure 12: Longueur de la tige en cm des plants par espèces.**

(Les lettres identiques indiquent qu'il n'y a pas de différence significative au niveau de 5%)



**Figure 13: Longueur maximale du système racinaire en cm des plants par espèce.**  
(Les lettres identiques indiquent qu'il n'y a pas de différence significative au niveau de 5%)

Une concordance de croissance entre la tige et le système racinaire est observée globalement ( $r=0.73$ ,  $p<10^{-7}$ ). Généralement, les hybrides avec l'amandier (*P dulcis*\**P persica*, *P dulcis*\**P cerasifera*) ainsi que les clones de *P marianna* sont les plus vigoureux parmi l'ensemble des groupes. Leurs tiges dépassent les 50 cm et leur système racinaire approche de 40 cm.

Les clones de *P domestica* et de *P salicina* sont les plus faibles pour la croissance végétative et racinaire, leur longueur de tige ne dépasse pas les 40 cm.

Les autres espèces *P cerasifera*, *P armeniaca* et les hybrides *P persica*\**P cerasifera* ont une croissance végétative et racinaire intermédiaire. La croissance végétative de ces espèces n'est pas significativement différente des plus vigoureux mais leur système racinaire n'atteint pas la croissance des hybrides incluant *P dulcis* et est significativement inférieure.

## 2.4. Discussion

La diversité génétique des espèces cultivées constitue la base première indispensable pour les programmes de l'amélioration génétique des plantes (Govindaraj et al. 2015). Cette variabilité génétique est présente à grande ampleur au sein de genre *Prunus*. Elle a été générée par des mécanismes évolutifs liés aux milieux d'origine et par des hybridations naturelles ou artificielles (Casas et al. 1999; Milligan et al. 1994).

La conservation de cette diversité génétique ainsi que la propagation des plantes issues des programmes de l'amélioration génétique est un objectif très important. L'un des outils utilisés est la multiplication végétative par bouturage ligneuse car c'est une technique intéressante pour ses avantages de coût et de facilité (Sharma and Aier 1989).

Dans notre expérience nous avons essayé de voir la capacité de bouturage d'un génotype donné en fonction de son origine génétique. Nous nous sommes basés sur la classification de Rehder (Rehder 1940) qui avait été reprise dans l'étude de Watkins (1976) pour replacer les différentes espèces et sous-genre *Prunus* dans un arbre phylogénétique.

Le sous genre *Cerasus* est très peu représenté dans la collection et nous ne pouvons donc pas généraliser nos résultats pour ce sous-genre. L'aptitude au bouturage a été nulle pour l'espèce amandier et très faible pour l'espèce pêcher. Par contre quelques hybrides pêcher\*amandier ont montré un taux d'enracinement supérieur aux deux parents.

Contrairement au sous genre *Amygdalus*, le sous genre *Prunophora* a une importante capacité de bouturage. Seuls les clones des espèces *P armeniaca* et *P salicina*, ont donné de faibles taux de bouturage. Il est intéressant d'utiliser les espèces du sous-genre *Prunophora* comme *P cerasifera* dans les programmes d'amélioration génétique par hybridation inter spécifique pour apporter une bonne aptitude au bouturage avec d'autres caractères recherchés (Salesses et al. 1998). Par exemple les hybrides *P cerasifera*\**P dulcis* peuvent apporter les caractéristiques intéressantes de chaque espèce, comme l'aptitude au bouturage de *P cerasifera* et la résistance à la sécheresse de *P dulcis* (Gonzalo et al. 2012).

Le phénomène de l'hétérosis s'est manifesté clairement dans certaines combinaisons, notamment dans les hybrides *P persica*\**P dulcis* et les hybrides *P cerasifera*\**P dulcis*, avec des taux d'enracinement supérieurs à la moyenne des deux parents. Ce phénomène est souvent observé en ce qui concerne la productivité et la vigueur et il peut se manifester dès les premiers stades de développement du système racinaire comme Hoecker et al. (2006) l'ont reporté.

D'après nos observations de la formation de cals aux bases de bouture, nous n'avons pas trouvé une relation évidente entre la formation de cal et l'enracinement des boutures. Néanmoins la formation de bons cals à la base des boutures sur un grand nombre de génotypes prouve que la concentration d'hormone utilisée a bien stimulé la division cellulaire. La plante produit des cals au niveau des coupes afin de cicatriser et d'éviter l'infection par les pathogènes (πτεfanTiT et al. 2005).

La croissance et le développement des plantes dans la pépinière déterminent leur installation en verger (Sharma and Aier 1989). Dans notre expérience nous avons suivi la longueur de la tige et du système racinaire comme indicateurs de la croissance dans les premiers stades de développement. La longueur de système racinaire est un trait important pour la recherche de porte-greffes vigoureux. Ce trait peut être associé à la résistance à la contrainte hydrique, car il permet une exploration du sol plus importante et plus profonde. La racine pivotante de l'espèce *P dulcis* par exemple est connue pour donner à l'espèce une grande résistance à la contrainte hydrique, grâce à l'exploration des couches profondes de sol où la teneur en eau serait plus importante (Isaakidis et al. 2004). Les hybrides *P persica*\**P dulcis* ont aussi généralement cette caractéristique de système racinaire profond.

### **3. Réponses de certains porte-greffes *Prunus* à la contraintes hydrique**

### 3.1. Introduction bibliographique

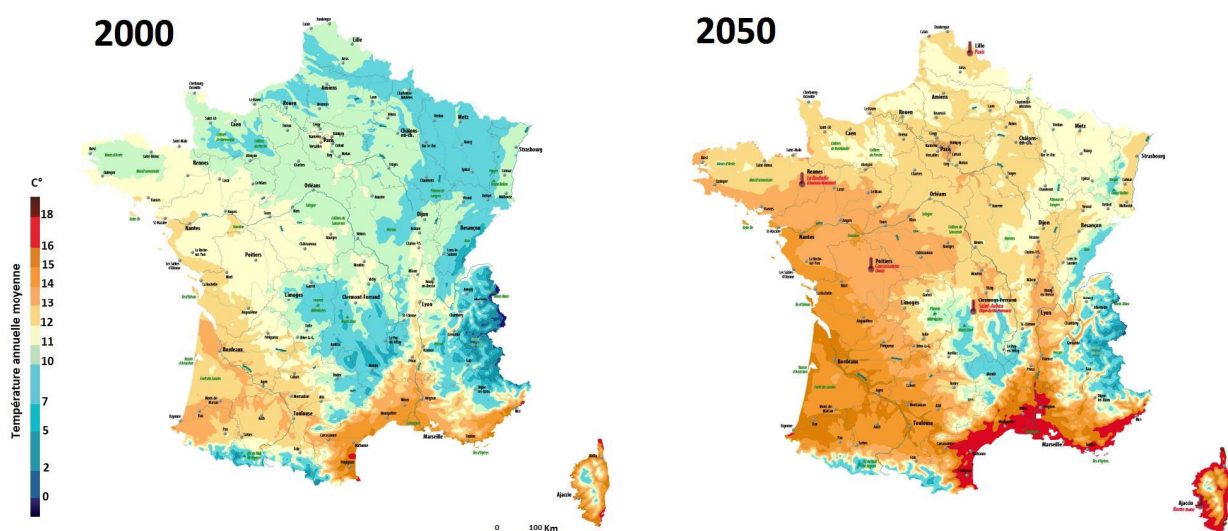
#### 3.1.1. Changement climatique et contrainte hydrique

Le changement climatique est devenu une certitude dans le monde entier. Il se manifeste à travers différents phénomènes météorologiques inhabituels comme la sécheresse, l'inondation. Ces phénomènes se multiplient et leur fréquence et leur gravité risquent d'augmenter.

Le changement climatique menacerait l'agriculture car il provoque des températures excessives et des fréquences accrues des sécheresses (Amigues et al. 2006). Avec un accroissement modéré des températures locales, il peut avoir un léger effet favorable sur les rendements agricoles mais la manque en eau réduit fortement la production agricole (Cattivelli et al. 2008).

Dans les dernières années nous avons aperçu des événements météorologiques extrêmes sur le continent européen, et certains effets du changement climatique sont d'ailleurs déjà visibles en France, par exemple. Selon le bilan climatique de Météo France, la région Nord-est des Ardennes à l'Alsace et la Bourgogne a connu une sécheresse en début de printemps de l'année 2014 pour les mois d'avril à juin, qui était l'une des plus sévères depuis 1959.

De nombreuses équipes françaises de recherche travaillent sur ce sujet. Nous pouvons résumer les travaux du groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat (GIEC) par la carte ci-dessous.



**Figure 14: Scénario de changement climatique dans les décennies prochaines selon Météo-France, IGN, 2011.**

La première carte (à gauche) représente la situation actuelle. Elle a été créée en se basant sur les températures moyennes enregistrées dans les 30 dernières années. La deuxième carte montre le niveau des températures qui pourrait être celui en 2050. Elle a été produite par le (GIEC) à partir des simulations de la moyenne de température entre 2035 et 2065.

Les scénarios pour 2050 prévoient une hausse des températures moyennes en France. Elle sera plus marquée dans le sud-ouest avec des températures de +1.5 °C et +4 °C alors que dans le nord-est, la hausse atteindrait entre. +1.8 °C et +2.4°C

La sécheresse édaphique risque d'être une des conséquences majeures du changement climatique pour une grande partie de la planète. Elle est causée par une insuffisance de l'eau dans le réservoir superficiel du sol pendant la saison de culture. (Amigues et al. 2006).

Les plantes subissent une contrainte hydrique quand leurs pertes en eau (transpiration) excèdent leurs possibilités d'absorption racinaire. Cette contrainte hydrique se répercute rapidement sur les activités métaboliques de la plante et, à plus long terme, sur sa morphologie. Dans ces circonstances, les plantes accusent une réduction de croissance et de production suite à une alimentation hydrique insuffisante (Passioura, 2006).

### **3.1.2. Réponses de la plante à la contrainte hydrique**

La réponse à la contrainte hydrique au niveau de la plante entière est très complexe. Cette complexité est due à certains facteurs externes tels que la durée, l'intensité de la sécheresse et les conditions environnementales, et d'autres facteurs internes comme l'espèce végétale, la variété, la croissance des plantes et le stade phénologique (Bray, 1997).

Les réponses des plantes à la contrainte hydrique peuvent être classées en trois catégories : réponse morphologique et anatomique, réponse physiologique et réponse biochimique et moléculaire (Farooq et al. 2012). Les modifications morphologiques sont parmi les caractères les plus importants pour évaluer les réponses d'un plant soumis à un déficit hydrique (Zokaee-Khosroshahi et al. 2014). Aussi, nous avons concentré notre étude de l'effet du stress hydrique en premier lieu sur les modifications morphologiques de la partie aérienne et du système racinaire, et en deuxième lieu nous avons étudié quelques réponses physiologique principalement la photosynthèse et la transpiration.

#### **3.1.2.1. Réponses de la partie aérienne à la contrainte hydrique**

##### **❖ Croissance**

La croissance végétale est le processus fondamental le plus sensible à la contrainte hydrique (Hsiao, 1973). La croissance des plantes dépend de la division, l'élongation et de la différenciation cellulaire et tous ces processus sont fortement limités par la contrainte hydrique (Boyer, 1982). Le déficit hydrique affecte aussi d'autres processus physiologiques impliqués dans la croissance comme la photosynthèse, la respiration, l'activité enzymatique, les relations d'hormones, et le métabolisme de l'azote (Bradford and Hsiao, 1982; Brix, 1962; Flexas et al. 2006a; Mayoral et al. 1981).

L'effet de la contrainte hydrique sur la croissance foliaire peut se constater par la réduction de nombre de feuilles et de la surface foliaire. Ces modifications peuvent s'associer à d'autres modifications des caractéristiques des feuilles comme leur anatomie, ou leur surface spécifique (acronyme SLA, « specific leaf area ») (Bosabalidis and Kofidis, 2002; Metcalfe et al. 1990; Van Splunder et al. 1996).

La diminution de nombre de feuilles réduit effectivement la surface collectrice de la lumière, ce qui influence ensuite la photosynthèse. Mais sous les conditions de la contrainte hydrique l'essentiel pour la plante est de maintenir son intégrité en limitant au maximum les pertes en eau par transpiration. Une des stratégies adoptée pour réaliser cet objectif est de réduire la surface foliaire. Ralentir la vitesse de croissance des pousses, produire des feuilles plus petites et accélérer la chute des feuilles font réduire la surface foliaire de la plante (Lebon et al. 2006; Mitchell et al. 1998). Cette réduction de la croissance foliaire peut être considérée comme un mécanisme adaptatif car il permet à la plante de réduire sa transpiration et d'investir préférentiellement ses assimilats en direction des racines (Bañon et al. 2004).

Les feuilles ne sont pas les seuls organes à limiter leur croissance en cas du déficit hydrique. En effet, tous les organes d'une plante ont tendance à diminuer leur croissance mais avec des



sensibilités différentes (Wu and Cosgrove, 2000). Le déficit hydrique réduit aussi la croissance des pousses : diminution du nombre de nœuds, de la distance entre nœuds et du poids sec des pousses (Li et al. 1989; Pace et al. 1999). Le stress hydrique réduit aussi la taille des plants comme le chez pois chiche (*Cicer arietinum* L.) (Mafakheri et al. 2010), et chez le peuplier (*Populus davidiana*) (Zhang et al. 2005).

Le déficit hydrique affecte tous les processus liés au développement et à la production des fruits. Notamment, le déficit hydrique induit une floraison précoce avec un nombre de fleurs plus grand (Crane, 2004). Produire de nombreuses fleurs ne se traduira pas toujours en une production de fruits de bonne qualité et en grande quantité car ces deux caractères peuvent être affectés par le déficit hydrique. Les recherches de Berman et DeJong (1996) ont révélé que le poids frais des pêches décroît sous l'effet du déficit hydrique, quel que soit la charge des arbres. Dans le même sens, Torrecillas et al. (2000) ont trouvé que la productivité des abricotiers diminue sous stress hydrique car les fruits produits sont plus petits et mûrissent plus précocement.

Du point de vue de la qualité une légère sécheresse est souvent favorable à la qualité de fruit, car elle augmente la concentration en métabolites secondaires et améliore la coloration (Dumas et al. 2003).

### ❖ Photosynthèse

Une des conséquences majeures du déficit hydrique est la diminution du taux de la photosynthèse. Cela résulte d'une réduction de la surface foliaire et d'une réduction du taux de la photosynthèse par unité de surface foliaire (Cavatte et al. 2012). La réduction de la photosynthèse nette sous condition de contrainte hydrique peut être attribuée à une limitation de la diffusion du CO<sub>2</sub> dans les feuilles, ce qui induit une diminution de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'espace intracellulaire. Cette limitation est liée à la fermeture des stomates et à la diminution de la conductance mésophyllienne (Flexas et al. 2004). Mais lorsque le déficit hydrique s'intensifie ou se poursuit, les limitations deviennent aussi métaboliques, c'est-à-dire que le métabolisme de la photosynthèse peut, lui aussi, être altéré (Grassi and Magnani, 2005).

La contrainte hydrique peut affecter une ou plusieurs étapes du processus photosynthétique: le transport d'électrons, les photophosphorylations, les réactions de carboxylation, l'activité de certains enzymes, et la teneur en chlorophylle (Brestic et al. 1995; Du et al. 1996; Massacci et al. 1996).

L'effet inhibiteur du déficit hydrique sur la synthèse de chlorophylle est bien connu. Une diminution de contenu en chlorophylle (a+b) et une augmentation du ratio chlorophylle (a/b) sont observés sous ces conditions (Alberte and Thornber, 1977; Li et al. 2006; Liu et al. 2011). Mais d'autres pigments comme les caroténoïdes et les xanthophylles sont moins sensibles que la chlorophylle à la contrainte hydrique (Munné-Bosch and Penuelas, 2003). Une augmentation de la teneur de pigments sous déficit hydrique est liée à leur rôle protecteur de l'appareil photosynthétique et leur rôle inhibiteur sur la production de ROS (Demmig-Adams and Adams, 1992; Gilmore, 1997).

D'autres mécanismes clés dans les différents processus de la photosynthèse sont affectés par la contrainte hydrique. L'activité de la RuBisCO (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygénase), l'enzyme clé du métabolisme du carbone dans les feuilles, tend à diminuer sous déficit hydrique sévère. Cette activité enzymatique est peu affectée par un déficit hydrique modéré, mais sous un déficit hydrique sévère une diminution importante de l'activité de la RuBisCO pourrait constituer une vraie limitation à la photosynthèse en comparaison avec les limitations stomatiques (Bota et al. 2004; Flexas and Medrano, 2002). Galmés et al. (2011) ont trouvé que la diminution de l'activité de la RuBisCO est due à la baisse de la concentration en CO<sub>2</sub> chloroplastique. Ce résultat nous conduit vers une conclusion, généralement admise, que la baisse de la photosynthèse nette dans des conditions de

limitation hydrique est liée à des limitations stomatiques qui induisent une diminution de la concentration de CO<sub>2</sub> intercellulaire (C<sub>i</sub>) (Chaves and Oliveira, 2004; Flexas et al. 2006b).

Les limitations par la résistance stomatique sont donc les premières à apparaître, et elles sont également majoritaires dans leur effet sur la photosynthèse (Chaves et al. 2002; Cornic and Fresneau, 2002; Yu et al. 2009). Escalona et al.(1999) ont observé, sur la vigne (*Vitis vinifera*), lors de l'imposition d'un stress modéré, que 80 % des variations de la photosynthèse nette sont dues aux variations de la conductance stomatique, et dans le même sens, lorsque le chêne pédonculé (*Quercus robur*) a été soumis à une large gamme de stress hydrique, Grassi et Magnani, (2005) ont trouvé que les limitations stomatiques sont plus importantes que les limitations non-stomatiques.

### ❖ Stomates

Les stomates jouent un rôle essentiel dans l'échange gazeux entre la plante et l'atmosphère et malgré la contribution de mésophile dans ce processus, les stomates sont les voies principales d'échange, avec du dioxyde de carbone qui entre pour la photosynthèse et de la vapeur d'eau qui sort par la transpiration. Par leurs mouvements, les stomates affectent ces deux processus vitaux et par conséquent la croissance et le rendement des plantes.

L'ouverture et la fermeture des stomates en réponse aux conditions environnementales sont extrêmement complexes et les différents mécanismes qui influencent ces mouvements ne sont pas complètement compris (Mansfield and Freer-Smith, 1984). Lorsque la quantité d'eau disponible dans le sol devient limitée, la fermeture des stomates représente la première réaction de défense permettant de réduire la perte en eau (Cornic and Massacci, 1996). Ce contrôle stomatique est un phénomène clé pour les plantes et il est essentiel pour la survie sous des conditions défavorables comme les déficits hydriques car prévenir la dessiccation est primordial (Dodd, 2003; Medici et al. 2007).

Il existe plusieurs signaux qui contrôlent les mouvements des stomates. Parmi ceux-ci le signal le plus connu est probablement celui transmis par l'ABA (acide abscissique), mais ces mouvements nécessitent aussi la participation de nombreux canaux plasmiques et vacuolaires (Pandey et al. 2007). L'ouverture des stomates est accompagnée par l'activation des pompes ATPase H<sup>+</sup> qui provoque une hyperpolarisation de la membrane, donc une entrée d'ions (Dietrich et al. 2001). Une augmentation de la concentration intracellulaire en K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> et en malate<sup>2-</sup> baisse le potentiel hydrique et favorise l'entrée d'eau dans les cellules de garde, ce qui induit le phénomène de turgescence.

Par contre, la fermeture des stomates résulte de la perte de turgescence sous l'effet de l'ABA. Cette hormone est produite dans les racines et transportée vers les cellules de garde. Son rôle consiste à activer les canaux Ca<sup>2+</sup>. L'entrée du calcium dans la cellule dépolarise les membranes, inhibe les ATPase H<sup>+</sup> et active les canaux anioniques ce qui génère un flux sortant d'anions et enfin une diffusion passive des ions K<sup>+</sup> (Kinoshita et al. 1995; Webb et al. 2001). La sortie d'ion augmente le potentiel hydrique et provoque une sortie d'eau. La conversion du malate en amidon réduit de plus le potentiel osmotique, l'ensemble de ces éléments provoque la perte de la turgescence alors la plasmolyse et la fermeture des stomates (Kim et al. 2010).

#### 3.1.2.2. Réponses du système racinaire à la contrainte hydrique :

Le système racinaire est au centre des interactions plante-sol et il est confronté continuellement aux conditions de stress biotiques et abiotiques. Pour s'adapter au mieux aux différentes conditions dans le sol, les plantes ont développé des mécanismes qui leur permettent de détecter et de répondre à une variété de stimulations externes d'une manière complexe et précise. La plasticité de l'architecture racinaire, un de ces mécanismes, est une caractéristique importante pour maintenir une croissance optimale (Lynch, 1995). Elle signifie la capacité du système racinaire de

moduler son déploiement tridimensionnel dans le sol par une modification de la croissance des racines et de leur ramification en réponse à différentes conditions.

Le sol est un milieu hétérogène dans la composition et la distribution des nutriments, la disponibilité et la distribution de l'eau, et la densité et le compactage. Chacune de ces conditions peut influencer l'architecture du système racinaire (Malamy, 2005). Par exemple, les plants produisent des racines plus ramifiées dans des couches riches en nutriments (Hodge, 2004). Les plantes ont aussi tendance à produire des racines plus fines sous l'effet de contrainte hydrique, cette modification augmente la surface de contact entre les racines et le sol et par conséquent améliore leur capacité à extraire l'eau (Pagès, 1988; Zang et al. 2014).

### *Sensibilité de la partie aérienne et la partie racinaire à la contrainte hydrique*

Les plantes sont capables de modifier leur croissance et d'ajuster l'allocation de biomasse entre les différents organes en réponse aux conditions environnementales. En se basant sur le concept de l'équilibre fonctionnel de l'allocation de biomasse fondé par Brouwer en 1963, on prédit que la plante accroît l'allocation de biomasse vers l'organe responsable de l'acquisition des ressources limitantes.

Généralement, les plantes favorisent l'allocation de biomasse vers les racines dans des conditions de sécheresse et de carence en nutriments survenant dans le sol. On observe en conséquence une augmentation du ratio racines/pousses (Kramer et Boyer, 1995, Lopez-Bucio et al. 2003). Inversement, elles allouent relativement plus de biomasse vers les pousses si le facteur limitant concerne les parties aériennes (par exemple la lumière) (Shipley and Meziane, 2002).

Cet investissement dans la croissance racinaire permet aux racines d'explorer plus intensément le profil du sol. L'augmentation du ratio racines/pousse sous la contrainte hydrique est observée pour de nombreuses espèces : le kiwi (Chartzoulakis et al. 1993), le blé (Asseng et al. 1998), le maïs (Hsiao and Xu, 2000), et dans les espèces de *Prunus* xériques comme le *P andersonii* quand ce ratio a été exprimé par la longueur ou le poids des racines par apport à la unité de la surface foliaire (Rieger and Duemmel, 1992).

Mais dans d'autres cas, une stabilité du rapport racine/pousses dans des conditions de déficit hydrique a été rapporté chez le riz sous une contrainte hydrique progressive (Asch et al. 2005), ou la luzerne (*Medicago sativa*) en condition de stress hydrique modéré (Erice et al. 2010).

### *Signal racines-pousses sous condition de contrainte hydrique :*

Durant leur évolution, les racines ont développé des mécanismes pour percevoir un certain nombre de changements dans leur environnement. Dans les conditions de déficit hydrique les racines communiquent à la partie aérienne la diminution de la disponibilité en eau par différents signaux. La nature de ces signaux peut être hydraulique ou chimique, et les deux signaux induisent la fermeture des stomates afin de réduire la perte en eau par transpiration (Comstock, 2002).

Les signaux chimiques sont des signaux que les racines émettent au début du stress hydrique pour alerter la partie végétative (Xiong et al. 2006). Ils induisent une fermeture de stomates sans baisser le potentiel hydrique de tige (Gowing et al. 1990). Les études qui ont été menées pour prouver la présence de ce type de signal se basent sur trois méthodologies : 1- diviser le système racinaire en deux parties et appliquer les stress hydrique sur une seule partie : on a observé les effets de déficit hydrique sur la partie aérienne malgré la présence d'une partie des racines dans des conditions hydriques optimales, 2 -appliquer un stress hydrique sur des plants dont le système racinaire se trouve dans une chambre à pression. Mettre le système racinaire sous pression a pour objectif de faire monter le potentiel hydrique des feuilles et préserver leurs turgescence, et malgré la pression appliquée sur les

racines l'expansion des feuilles a diminué ce qui prouve la présence du signal chimique provenant des racines, 3- créer une hétérogénéité de l'humidité de sol entre une surface sèche et une profondeur humide, cela ressemble à la première méthodologie (Blum and Johnson, 1993).

Plusieurs composantes chimiques peuvent être détectée dans le xylème jouant le rôle de signal racinaire comme : l'acide abscissique, l'acide Jasmonique, les formes conjuguées de l'acide abscissique avec d'autres molécules (comme le glucose par exemple), les cytokinines, des ions inorganiques, et le précurseur de l'éthylène (Schachtman and Goodger, 2008).

Les signaux hydrauliques sont des signaux plus tardifs. Ils se mettent en place lors la contrainte hydrique qui engendre un gradient de potentiel hydrique de plus en plus fort entre les feuilles et le sol. Ce gradient induit une perte de la turgescence dans les feuilles et accélère les symptômes d'un déficit hydrique (Xiong et al. 2006).

Une grande partie de la littérature suppose que les signaux hydrauliques se basent sur les mouvements des stomates et ont une influence sur le potentiel hydrique de la feuille. En effet, une forte corrélation a été trouvée entre la baisse de la conductance stomatique et le potentiel hydrique de feuille en période de stress hydrique (Comstock, 2002).

Pour mettre en évidence les signaux hydrauliques, il faut rappeler que selon la théorie de la cohésion / tension de l'ascension de la sève dans les plantes, l'eau capillaire du xylème fait partie d'un système hydraulique continu qui relie les sites d'absorption dans les racines aux sites d'évaporation dans les feuilles. Quand la transpiration augmente, la pression (négative) dans les vaisseaux de xylème diminue et lorsque cette pression est trop négative, le seuil de la cavitation peut être atteint (Stout and Sala, 2003).

La cavitation du xylème est généralement considérée comme un dysfonctionnement catastrophique du système de l'ascension de la sève dans les plantes. Elle correspond à une embolie du xylème sous des conditions de stress hydrique et elle peut aussi agir comme un signal hydraulique rapide qui induit la fermeture des stomates (Salleo et al. 2000). Ces derniers jouent un rôle important en limitant le phénomène de cavitation car le seuil de tension pour lequel les stomates se ferment est relié au seuil de tension pour lequel commence la cavitation (Cochard et al. 1996).

#### *Effet de La contrainte hydrique sur certains traits de l'architecture racinaire :*

Les modifications de l'architecture du système racinaire seraient aussi un phénomène majeur pour la tolérance des plantes à la contrainte hydrique, car elles contribuent à l'optimisation de l'absorption d'eau par les racines durant la contrainte hydrique.

L'architecture racinaire est décrite par la distribution géométrique des axes racinaires dans l'espace à trois dimensions et par la topologie, c'est-à-dire la manière dont les éléments qui composent le système racinaire sont reliés (Lynch, 1995).

Les modifications de l'architecture racinaire pourraient être caractérisées à l'aide de plusieurs composantes mesurables (Fitter, 1987), et dans notre étude nous avons choisis quelques-unes d'entre elles, qu'on pense être impliquées dans la tolérance à la contrainte hydrique comme la longueur, le diamètre et la ramification.

#### ❖ Longueur des racines

L'élongation des racines dépend de l'activité du méristème apical, elle est le résultat de la division cellulaire par mitose au niveau du méristème et l'élongation des cellules produites (Brady et al. 2007).

Les méthodes classiques utilisées pour mesurer l'élongation racinaire sont réalisées à travers une paroi transparente d'un rhizotron (Taylor et al. 1970), il est désormais possible d'estimer

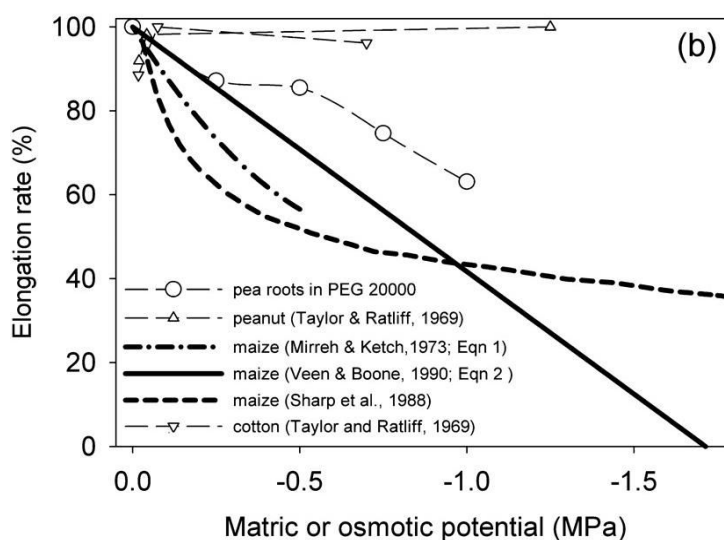
l'élargissement d'une racine excavée à partir d'une donnée morphologique LZANR (Longueur de la zone apical non ramifiée) (Pagès et al. 2010).

L'élargissement racinaire est influencé par plusieurs facteurs internes et externes (nutrition carbonée et hydrominérale, hormones, température, composition chimique et physique de sol (Foy, 1992; Lynch et al. 2012; Mathers et al. 2007). Même le diamètre apical pourrait influencer l'élargissement racinaire, Pagès,(1995) a mis en évidence une corrélation positive entre l'élargissement racinaire et son diamètre apical.

Sous condition de contrainte hydrique, un système racinaire profond est l'une des caractéristiques les plus souhaitables à une plante, car il permet à la plante de mieux exploiter les réserves en eau qui se trouvent souvent en profondeur et de mieux résister à la contrainte hydrique (Aroca et al. 2011).

Bien que la croissance racinaire soit moins sensible que la croissance des pousses à la contrainte hydrique (Sharp and Davies, 1989) plusieurs études ont prouvé que cette croissance racinaire est réduite sous condition de déficit hydrique (Li et al. 2011; Munns, 2002).

Il faut tout de même noter que la réduction de l'élargissement racinaire par une contrainte hydrique n'est pas un cas général. Bengough et al.(2011) a reporté (Figure 15) quelques exemples différents de l'effet de la contrainte hydrique sur l'élargissement racinaire. L'élargissement racinaire dans ces exemples a été exprimé en pourcentage par rapport à l'élargissement maximale dans chaque étude.



**Figure 15: Effet de la contrainte hydrique sur l'élargissement racinaire d'après Bengough et al. (2011).**

Dans certaines études l'élargissement racinaire a été stimulée par une contrainte hydrique modérée, comme sur certains génotypes de tomate cultivés dans des conditions hydroponiques (Nahar and Gretzmacher, 2011) Dans certains cas, aucun effet de la contrainte hydrique sur l'élargissement racinaire n'a été observé (Pace et al. 1999)

Il est probable que la vitesse de la mise sous contrainte hydrique, la méthode utilisée (agents osmotique, ou en arrêtant l'irrigation), la durée de la contrainte, le stade de développement, le génotype influencent la réponse des plantes (Munné-Bosch and Alegre, 2004).

L'effet de la contrainte hydrique sur la longueur des racines est beaucoup plus étudié chez les espèces de céréales, comme le maïs ou le riz, en comparaison avec les espèces ligneuses comme les porte-greffes *Prunus*.

#### ❖ Diamètre apical des racines

Le diamètre apical des racines est un des traits les plus importants de l'architecture racinaire. Il représente la taille du méristème et donc le nombre de cellules méristématiques (Pagès, 1995). Il apparaît que les vitesses de croissance des différents ordres racinaires sont bien en étroite relation avec les diamètres apicaux des racines. On peut alors considérer le diamètre apical, comme un indicateur du potentiel de croissance de chaque racine (Thaler and Pagès, 1996).

Le diamètre d'une racine détermine plusieurs caractéristiques structurales et fonctionnelles comme la durée et la vitesse de croissance, la respiration, et la capacité de pénétration (Cahn et al. 1989; Materechera et al. 1992; Pregitzer et al. 1998),

Le diamètre apical est un trait architectural plastique, il varie en fonction de plusieurs conditions de sol, en augmentant en cas de résistance à la pénétration (Materechera et al. 1992) ou en diminuant en cas de contrainte hydrique ou de stress salin ou de disponibilité en phosphore importante (Bois and Couchat, 1983; Rewald et al. 2013; Sarker et al. 2010).

La réduction de diamètre pourrait être expliquée par une diminution de l'expansion cellulaire radiale et tangentielle à la fois au niveau de la stèle et au niveau du cortex. Cette réduction est observée seulement dans les 5mm distaux de l'apex racinaire (Liang et al. 1997). La réduction de diamètre apical sous la contrainte hydrique améliore la capacité des racines à explorer le sol et absorber l'eau et nutriments car cette diminution en diamètre est conjuguée avec une augmentation de ratio surface/volume de contact entre les racines et les particules de sol (Comas et al. 2013; Olmo et al. 2014).

#### ❖ Ramification racinaire

La ramification racinaire est le processus principal grâce auquel la plante augmente son nombre de racines, la longueur totale des racines et la surface racinaire. La densité de la ramification du système racinaire influence son efficacité pour l'absorption de l'eau, l'acquisition des éléments nutritifs et l'ancrage (Atkinson et al. 2014; Guo et al. 2008).

Les racines latérales se forment à partir des cellules du péricycle. Ces dernières commencent à se redifférencier en cellules fondatrices sous l'effet de l'auxine, puis elles poursuivent des cycles de division cellulaire et forment le primordium. La division cellulaire au sein de primordium permet à celui dernier de traverser les couches cellulaires de l'endoderme, du cortex et de l'épiderme et enfin la racine latérale émerge (Dastidar et al. 2012).

Les processus de la ramification permettent à l'architecture racinaire d'évoluer en continu, et de s'adapter de manière dynamique aux conditions rencontrées dans le sol. La ramification racinaire est fortement influencée par différentes hormones, par les conditions environnementales et la nutrition minérale de la plante (Borch et al. 1999; Jung and McCouch 2013; Seo and Park 2009). L'effet génétique joue aussi un rôle dans les processus de la ramification (Moreno-Risueno et al. 2010) : des différences génétique dans le nombre de racines latérales et leur longueur ont été rapportées dans plusieurs études (Fitter et al. 2002; Trachsel et al. 2011).

En plus cette caractéristique de l'architecture racinaire est en relation forte avec le diamètre de la racine porteuse, les plantes qui produisent des racines plus fines sont les plantes qui ont des racines latérales plus distancées (Pagès 2014).

### 3.2. Article soumis pour publication dans le journal « Trees- Structure and Function »

## Trees - Structure and Function

### Root system responses of Prunus rootstocks to water deficit

-- Manuscript Draft--

<b>Manuscript Number:</b>		
<b>Full Title:</b>	Root system responses of Prunus rootstocks to water deficit	
<b>Article Type:</b>	Original Article	
<b>Keywords:</b>	Water deficit; Prunus; Root system architecture; Genetic diversity.	
<b>Corresponding Author:</b>	Loic Pages INRA Centre PACA France	
<b>Corresponding Author Secondary Information:</b>		
<b>Corresponding Author's Institution:</b>	INRA Centre PACA	
<b>Corresponding Author's Secondary Institution:</b>		
<b>First Author:</b>	Nabil Eldebbagh	
<b>First Author Secondary Information:</b>		
<b>Order of Authors:</b>	Nabil Eldebbagh Loic Pages	
<b>Order of Authors Secondary Information:</b>		
<b>Funding Information:</b>	Institut National de la Recherche Agronomique	Dr Loic Pages
<b>Abstract:</b>	<p>Abstract Key message: Prunus rootstocks respond to water stress by modifying their root system architecture in a common pattern with quantitative genetic variations: the roots were finer and carried denser and finer laterals.</p> <p>Abstract Water deficit is a very common constraint that various plants experience during the growing season. The responses of the root system architecture (RSA) are probably an important way to adapt to this constraint, but little is known about these root responses, especially for trees. This paper seeks to show the overall response of young trees to water stress, and to focus on the traits of the RSA. Nine genotypes of one year old Prunus rootstocks were tested in an experiment in three successive phases (full irrigation, limitation and recovering). Several trees were harvested and characterized at the end of each phase. Morphological and physiological measurements were carried out in order to quantify the level of stress that was actually applied and to characterize tree responses and their genetic variations. Water stress induced a significant decrease in water potential and rate of transpiration for all genotypes, as well as an increase in root/shoot ratio for a number of them. The root systems responded by decreasing the diameters of the parent and lateral roots, their elongation rates, and the distances between laterals on the branched roots. The responses of these traits to water stress and to recovering treatment had common patterns from one genotype to another but exhibited large genetic variations. The RSA responses were generally reversed during the recovering phase. This study provides a new reference regarding the RSA dynamics of Prunus species and highlights the overall morphological response patterns and their modulation under water limitation.</p>	
<b>Suggested Reviewers:</b>	Jean-Marc Guehl INRA, Paris guehl@nancy.inra.fr	



	Pascale Maillard INRA Centre de Nancy-Lorraine pascale.maillard@nancy.inra.fr
	Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot INRA Centre de Nancy-Lorraine triboulot@nancy.inra.fr
	Theodore DeJong University of California tmdejong@ucdavis.edu
	Peter Gregory University of Reading, UK p.j.gregory@reading.ac.uk

Powered by Editorial Manager® and ProduXion Manager® from Aries Systems Corporation

## Root system responses of *Prunus* rootstocks to water deficit

Nabil Eldebbagh<sup>1</sup>

Loïc Pagès<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup> INRA, Centre PACA, UR 1115 PSH, Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon cedex 9, France

Corresponding author ([loic.pages@avignon.inra.fr](mailto:loic.pages@avignon.inra.fr)), Tel: +33 4 32 72 24 74, Fax: +33 4 32 72 24 92

## Abstract

*Key message:* *Prunus* rootstocks respond to water stress by modifying their root system architecture in a common pattern with quantitative genetic variations: roots become finer and have denser and finer laterals.

### Abstract

Water deficit is a very common constraint that various plants experience during the growing season. The responses of the root system architecture (RSA) are probably an important way to adapt to this constraint, but little is known about these root responses, especially for trees. This paper seeks to show the overall response of young trees to water stress, and to focus on the traits of the RSA.

Nine genotypes of one year old *Prunus* rootstocks were tested in an experiment in three successive phases (full irrigation, limitation and recovering). Several trees were harvested and characterized at the end of each phase. Morphological and physiological measurements were carried out in order to quantify the level of stress that was actually applied and to characterize tree responses and their genetic variations.

Water stress induced a significant decrease in water potential and rate of transpiration for all genotypes, as well as an increase in root/shoot ratio for a number of them. The root systems responded by decreasing the diameters of the parent and lateral roots, their elongation rates, and the distances between laterals on the branched roots. The responses of these traits to water stress and to recovering treatment had common patterns from one genotype to another but exhibited large genetic variations. The RSA responses were generally reversed during the recovering phase.

This study provides a new reference regarding the RSA dynamics of *Prunus* species and highlights the overall morphological response patterns and their modulation under water limitation.

***Key words***

Water deficit - *Prunus* - Root system architecture - Genetic diversity.

***1-Introduction:***

Drought is one of the most important limiting factors for plant growth and production for many crops and regions of the world. Yield reduction due to drought stress is considerable for major crops in the United States (Boyer 1982), in Europe (Olesen et al. 2011) and in China (Mu and Khan 2009).

Climate change is causing drought to be more frequent and severe, especially in the Mediterranean region where arid areas are expanding (Gao and Giorgi 2008). In several of these areas, irrigation will no longer be possible in the near future because of water scarcity and/or because of soil salinity problems (Rengasamy 2006).

As far as fruit production is concerned, drought constraints can induce considerable economic losses regarding yield and quality (Lopez et al. 2012). These phenomena have been documented for apricot (Torrecillas et al. 2000), pear (Morandi et al. 2014) and citrus (García-Tejero et al. 2012). When drought becomes more severe, it causes leaf wilting, cessation of shoot and leaf growth, and even plant death.

Fruit trees are particularly interesting regarding drought tolerance, because the cultivated varieties are generally grafted onto rootstocks which can express genetic capacities to cope with dry environmental conditions. Thus, rootstocks provide a powerful tool to improve drought tolerance and they can be used to grow large ranges of interesting varieties (Jones 2012; Serra et al. 2014). Moreover, rootstocks can be specifically selected for drought tolerance characteristics. This selection is an important target for breeding programs in several countries (Duval 2015; Cwierzynski and Stachowiak 2009).

In order to increase the efficiency of such breeding programs, it is necessary to identify which important characteristics (traits) to select and to evaluate the genetic variations for these traits. Regarding the first objective, several authors (Comas et al. 2013; Klepper 1991; Schenk and Jackson 2002) have pointed out that at the whole plant level, biomass allocation to roots is an important plant strategy. The capacity to modify the root to leaf balance towards the roots and to develop a larger soil-root exchange surface will enhance plant water uptake and retention. However, this strategy finds its limits for crops because a sufficient and efficient leaf area is necessary to ensure sufficient primary production and fruit yield.

The distribution of the allocated biomass among the roots, which characterizes the specific Root System Architecture (RSA), is generally considered a central aspect of drought tolerance.

Several developmental processes must be considered to understand how the important root traits develop. Among them, root depth is probably the most important, and is cited in many papers (Aroca et al. 2011; Canadell and Zedler 1995; Fitter and Hay 2002) because it determines the access to the deeper soil layers, in which water is usually more available. Root depth is generally defined by the main vertical roots, which are equipped with larger meristems (Schenk and Jackson 2002). The size of the meristem, reflected by the apical diameter of the roots, is generally relevant in explaining their elongation rate (Cahn et al. 1989; Thaler and Pagès 1996), their capacity to penetrate the stronger parts of the soil (Materechera et al. 1992) and even their gravitropism (Lucas et al. 2008). The growth capacity of these main thick roots were characterized in several species (Pagès et al. 1993; Pellerin and Tabourel 1995) and correlated with drought tolerance (Asch et al. 2005; Bengough et al. 2011; Kondo et al. 2000; Li et al. 2011).

Another aspect, which has been underlined by several studies, is the capacity for different species and genotypes to develop finer roots when they are submitted to water limitation (Liang et al. 1997; Lopez et al. 1998). This process can help increase root length with the same amount of root biomass. However, the possible gain in root length and root surface per unit of root biomass could be partly compensated by the lower growth capacity of fine roots (see above), by their reduced longevity (Eissenstat et al. 2000) and by a possible reduction in their axial transport capacities (Vercambre et al. 2002). These points are potentially important but we do not have many references. Moreover, we do not have references concerning the genetic variations of root diameter adjustment under water constraint.

Several authors have also discussed the role of lateral roots (those inserted along the main parent roots) in water uptake (Bao et al. 2014; Varney and Canny 1993) and drought tolerance (Grzesiak et al. 1997; Seo and Park 2009). Generally, the main roots branch profusely, in such a way that the lateral roots represent a large surface of exchange with the soil. Both the density of laterals along the parent root and their individual length are important (Li et al. 2011) because both characteristics have a multiplicative effect on this exchange surface. The response of branching density to water limitation seems to depend on species and conditions. As far as *Arabidopsis thaliana* is concerned for example, at moderate water deficit lateral root elongation and initiation were unaffected and at higher stress levels both were inhibited (Van der Weele et al. 2000). Water deficit also reduced the lateral root density for young peach trees (*Prunus persica*) (Steinberg et al. 1990), but it did not affect lateral root formation for desert cacti (*Pachycereus pringlei*). The length of laterals can also be affected by water stress, as shown by (Xiong et al. 2006). Genetic variations in branching patterns have been found among different rice (Périn et al. 2007) and maize varieties (Trachsel et al. 2011), but we could not find references to this subject for *Prunus* species.

The purpose of this paper is to provide new references concerning the response of *Prunus* rootstocks to water constraints, starting from the overall response of the plant and going further into the traits of the root system architecture. We used a set of common genotypes which are widely used

as rootstocks in France and in Europe. Our aim is to point out common responses and to show genetic variations. These responses were studied through an original set up in which we induced water stress in the first phase and re-irrigated the plants to enable them to recover a normal water status in the second phase.

## ***2-Material and methods***

### ***2-1-Plant material and growth conditions***

The experiment was carried out at the INRA research center near Avignon, from February 20th to May 15th 2014.

It was based on one-year old trees from nine different genotypes which are used in France as rootstocks to grow either peach, almond or plum trees in a wide range of soil conditions (Table 1).

The young trees were prepared in a local nursery (Lafond, Valréas, France). They were extracted from soil in mid-February and transplanted into containers after stem and root pruning 10 cm beyond the collar. The containers were PVC tubes (diameter: 12 cm; length: 45 cm) filled with a mixture (1:4 v/v) of sieved peat and expanded clay (Argex AH4/10-550). The container size and substrate were designed to obtain a compromise between the allowance of a sufficient root extension (for root architecture measurements) and the limitation of water retention (in order to drive the water constraint in a short term experiment). The tubes were wrapped in aluminum-coated sheeting to reflect incoming light and to prevent exposure of the roots to high temperature. In order to prevent evaporation, the surface of the substrate was covered with a 2 cm layer of white quartz and cling film. After filling, the trees were watered at field capacity and weighed to get their initial mass.

The trees were grown in a greenhouse under natural light conditions. Average night and day temperatures fluctuated between 15°C and 30°C respectively, relative humidity was around 60 %.

The recorded data of temperature and photosynthetic active radiation (PAR) during the experimentation is presented in **Fig. 1**

### ***2-2-Treatments and experimental design***

The trees were randomly arranged. The number of trees per genotype is given in (Table 1).

The experiment comprised three phases. During the installation phase the substrate was maintained at field capacity thanks to irrigation every second day until drainage. During this phase, which lasted 40 days, new shoots emerged from buds along the stem. Only two of them (the earliest) were kept on each plant. At the end of this phase, once transpiration was well established, one plant from each genotype (C: Control) was excavated and measured according to the harvest measurement protocol (see below).

During the second phase (water stress phase, duration 14 days), we stopped watering four plants of each genotype, while maintaining watering at field capacity for the other plants (considered as controls).

At the end of this phase, two stressed plants (S : Stressed plant) out of four were excavated as well as two control plants (except for the 'Nemared' genotype for which we excavated only one control plant because the number of plants was limited).

During the third phase (recovering phase, lasting 10 days), the two stressed plants were re-watered every second day at field capacity (R: Recovered plant). At the end of this last phase, all remaining plants were excavated.

(Fig. 2) illustrates this organization.

### *2.3- Measurements*

#### *2.3-1-Transpiration*

The transpiration plus evaporation rate of growing trees was monitored by weighing the pots every second day. Five pots with the same characteristics but without plants were used to determine the evaporation rate. The daily transpiration rate was estimated for each growing tree, and was divided by the total leaf area of each plant to estimate the transpiration per leaf area unit.

#### *2.3-2-Water potential*

Both predawn and mid-day water potentials were measured for all plants just before excavation, using a pressure chamber equipped with a digital LCD manometer (SAM Precis 2000, 33175 Gradignan, France).

Predawn potential was measured before sunrise on two mature leaves toward the middle of the shoots. Mid-day stem water potential was measured on non-transpiring leaves at 13:00. For this purpose, we used two fully expanded, mature leaves exposed to solar radiation that we bagged with both plastic cover and aluminum foil at least one hour before measurement.

#### *2.3-3-Leaf area, fresh and dry weights*

At each excavation, the plants were divided into three compartments: stems, leaves and roots, which were weighed separately. Then, these compartments were scanned to measure internodes and leaf lengths, leaf areas, and root architectural traits (see below for details on roots). The scan resolution of the shoot parts was 200 d.p.i (Epson 10000X scanner). We used imageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) for all these image measurements. Dry weights were determined for the three compartments after drying in an oven at 70°C for 48 h.

#### *2.3-4-Root measurements*

Roots were carefully excavated by gently washing the soil with running tap water. For each plant, we sampled ten roots visually among the longest and for each of them we applied the protocol described by Pagès (2014). Briefly, the distal part of the root with at least 20 laterals was placed in a transparent plastic tray containing water and scanned at a resolution of 1200 d.p.i (Epson 10000X scanner). On these images, we measured the following characteristics: diameter of the parent root  $D_{parent}$ , diameter of lateral roots  $D_{lateral}$ , length of the apical unbranched zone LAUZ and inter-branch distance IBD. The LAUZ was used to estimate the elongation rate of the root (Pagès et al. 2010). These measurements were carried out on the main sampled roots as well as on their branches.

On these images we also carefully measured the finest roots for each genotype in order to estimate the finest root diameter  $D_{\min}$ .

#### *2-4-Statistical analyses*

All graphs and statistical analyses were done with the R software (R Development Core Team 2013).

In order to evaluate the treatment effects and to compare the genotypes, we fitted various linear models (function ``lm_``) and performed analyses of variance (ANOVA) and analyses of covariance (ANCOVA) for which a quantitative variable was involved as independent variable. We used the `glht` function in the `multcomp` package to perform multiple comparisons in (ANCOVA) models (Hothorn et al. 2008).

A logarithmic transformation was applied to the IBD variable to ensure the normality of the distribution. Pearson's correlations were also used, as well as boxplots to summarize and show the distributions for the different sub-populations. The threshold probability of 0.05 was used to consider the differences as significant.

### **3-Results:**

#### *3-1-Water potential*

The data of predawn and midday water potential are shown in (**Figs. 3A, 3B**) respectively. The pre-dawn water potential of the control plants ranged between -0.19 and -0.38 MPa. It was significantly lower for the stressed plants for all genotypes at the end of the drought phase. The lowest value reached -0.63 MPa. After the re-watering cycles predawn water potentials increased, but they tended to remain slightly lower than those of the controls. At this stage, the differences were only significant for Montclar and GF81. Nevertheless, the power of the statistical tests was low at this stage, because of the low number of remaining plants.

No significant effect of genotype was detected on the predawn water potential.

The mid-day stem water potential (**Fig. 3B**) also showed significant differences between the treatments for all genotypes. It was between -0.80 and -1.13 MPa for the control plants, and much lower for all genotypes at the end of the drought period (-1.2 to -2.0 MPa). No significant differences were found between the control and the recovered plants, whatever the genotype. No significant effect of genotype was detected on the midday water potential.

#### *3-2-Transpiration*

Daily transpiration rates are presented in (**Fig. 4**) for each genotype and treatment. The transpiration rate of control plants tended to increase except during the last period during which it was more stable or even decreased. The increase could be related to the increase in leaf area, while a simultaneous decrease was synchronized with a drastic change of radiation and temperature as shown in (**Fig. 1**) on day 110. These transpiration rates varied among genotypes. Montclar had the lowest rate (37.4 g/day), whereas Cadaman had the highest (68.6 g/day). During the first phase, when the

treatment had not yet been applied, no significant difference was found between the groups of plants for each genotype.

Drought stress was imposed from day 93 to day 107. During this period a clear decrease in daily transpiration rate was observed on non-watered plants until the end. The differences in transpiration rates became significant 4 to 6 days after the beginning of the treatment, and continuously increased.

In the recovering period, the transpiration rate of re-watered plants drastically increased during the first four days. Then, the differences in transpiration rates between controls and recovering plants were only significant for some genotypes and particular days. Since the daily transpiration rate was clearly related to leaf area, we calculated the daily transpiration rate per unit of leaf area, using the transpiration and leaf area data just before the excavation (see table 2). It was significantly affected by genotype and treatment (stressed versus control). At the end of the recovering period no significant differences were found between the control and the recovered plants.

### 3-3-Fresh and dry weight and leaf area

Values of ratio of root dry weight to shoot dry weight, ratio of root dry weight to root fresh weight and leaf area are presented in (Table 3).

Four genotypes (GF305, Montclar, GF677 and Myrobolan) showed a significant increase in root to shoot ratio under drought conditions (24, 66, 25, 86 % respectively). The root/shoot ratios remained stable (not significantly different) on other genotypes. A more systematic effect was observed on the ratio of root dry weight to root fresh weight, since six genotypes showed an increase in this ratio under water limitation (treatment S or R). The Cadaman genotype showed the strongest effect (around 60 %). Although a trend of leaf area reduction was observed for most genotypes, this trend was neither systematic nor statistically significant.

### 3-4-Root diameter

The distribution of the diameters of the main sampled roots for each genotype in the different treatments is presented in (**Fig. 5**). These diameters were rather variable for each category. However, an analysis of variance (ANOVA) showed a significant effect of the treatment, genotype and interaction genotype: treatment on this root diameter (Table 4).

A significant decrease in root diameter under the stress treatment was observed for all genotypes except St-Julien. A reduction of 53%, 33 % and 28% was observed for Jaspi, GF81 and Cadaman respectively and from 14 % to 21% for the other genotypes. The recovering phase increased the diameter of the main sampled roots in comparison with the drought phase but it did not always prevent the effect of drought. Only three genotypes (GF677, Myrobolan and St-Julien) did not show a significant difference between the control and the recovered plants.

### 3-5-Relationship between parent and lateral root diameter

(**Fig. 6**) illustrates the relationship between the diameters of lateral roots versus the diameters of their parent roots for the Jaspi genotype.



This relationship was approximately linear for all genotypes. We observed that the regression lines crossed the bisecting line at a point close to the value of  $D_{\min}$  ( $D_{\min}= 0.20$  mm in this example). This finding was checked for all genotypes (data not shown). In order to obtain a robust estimation of the value of  $D_{\min}$  we calculated the 5% quantile of the diameters that were measured.

This particular point of coordinates ( $D_{\min}$ ,  $D_{\min}$ ) was discussed by Pagès (2014). It represents on the graph the location of the finest roots which tend to produce branches with the same diameter as themselves. The value  $D_{\min}$  exhibited inter-species variations. An analysis of variance confirmed this finding: it showed a significant effect of the genotype on the  $D_{\min}$  value ( $P < 0.0001$ ).

Then, in order to study the genotype and treatment effects on the slope, which represent the branching hierarchy (Pagès, 2014), we forced the regression lines to pass through a specific point ( $D_{\min}$ ,  $D_{\min}$ ) for all genotypes, with one value of  $D_{\min}$  for each genotype (estimated just before). The results of this analysis of covariance are given in (Table 5).

It revealed the significant effect of the independent variable, as well as the interaction with the genotype and the treatment effects. This means that the different genotypes did not have the same slope between lateral and parent roots diameter, and that the slope was also affected by the treatment.

For each genotype separately, we considered the slope of the regression line of the diameter of lateral roots versus that of the parent roots (not shown). These slopes were significantly lower in the stressed treatment (compared to controls). This demonstrated that for all genotypes, the roots tended to produce finer laterals when exposed to water stress. On the contrary, all cases were observed for the recovering plants: similar to the control for Nemared, Myrobolan and Montclar, significantly lower than the control for GF81, GF677, Jaspi, Cadaman and St-Julien, or even significantly higher than the control for GF305.

### *3-6-Root elongation*

(Fig. 7) presents the distribution of LAUZ for the different genotypes and treatments. Large variations were observed for this trait, even within each genotype and treatment. This was probably due to large variations of elongation rate from one root to the other. However, we can notice that the highest values of LAUZ (quantiles 75 and 95%) were systematically observed for the control treatment. Moreover, the lowest values (quantiles 5 and 25%) were observed in the stress treatment for a majority of genotypes. The position of the R treatment was rather variable from one genotype to the other.

The mean of LAUZ varied among genotypes under well-watered conditions: Cadaman, Jaspi and GF677 have the longest LAUZ whereas Montclar and GF305 have the shortest ones. In the stress treatment it strongly decreased by 48%, 45% and 24 % for Cadaman, Jaspi and Nemared respectively, and less for other genotypes like Myrobolan and GF305 with 8% and 9% decrease respectively.

The reduction of LAUZ after re-watering was minimized for GF677 and St-Julien with only 4% and 7% decrease in comparison with the control, but it was significant for other genotypes like Cadaman and Nemared with 29% and 41 % decrease respectively.

Since the LAUZ was correlated to the diameter of the root, we also performed an ANCOVA of the response variable LAUZ (Table 6).

It was significantly affected by the diameter of parent root, treatment and interaction genotype: diameter of parent root. All the slope coefficients of the regression line were significant at ( $p < 0.05$ ) except for GF677, GF81, Montclar and Myrobolan for which the interaction with root diameter were not significant.

### *3-7-Inter-branch Distance (IBD)*

We made a logarithmic transformation of this variable in order to normalize its distribution. The Pearson correlation test demonstrated a significant correlation ( $p < 0.05$ ) between the logarithm of IBD and the root diameter for all genotypes. For this reason, we ran an analysis of covariance using the logarithm of IBD as the response, the diameter of the root as the covariate, and the genotype and treatment as factors.

The root diameter, treatment and interaction between root diameter and the genotype were significant in the covariance analysis which explained 82.5% of the total variance. For all genotypes, the slope coefficients of the regression lines were significant at ( $p < 0.0001$ ) except for GF81 for which the interaction with the root diameter was not significant.

In addition, we looked at the graphics of each genotype separately, at the slope of the regression line between the logarithms of IBD versus the diameter of the parent roots (not shown). These slopes were significantly lower for the stressed treatment (compared to controls). This showed that for all genotypes, the roots tended to produce shorter distance inter-branching when exposed to water stress. On the contrary, these slopes were not significantly different for the recovered treatment (compared to controls) except for Myrobolan for which the slope in the recovered treatment was superior to the control.

## **4- Discussion**

In this study, we analysed the dynamics of several physiological and morphological responses to water stress establishment as well as to the following recovery period in a group of *Prunus* rootstock used in stone fruit production. In comparison with previous studies, the most original aspect of our work was the focus on changes within the root system architecture and the consideration of genetic diversity.

### *A three phase experiment was set up*

During the experiment, the plants experienced a first phase with sufficient irrigation which allowed the implantation and increase of leaf area. During the second phase, the differentiation of trees was observed under water stress treatment. In the third phase, during which irrigation was resumed,

we studied the recovery after stress. These three phases are important, because they occur under real orchard conditions. Water deficit can occur naturally during the growth season when the distribution of rainfall over the year is irregular (Ramos and Martínez-Casasnovas 2014), or when an inappropriate amount or frequency of irrigation is applied (Adeoye et al. 2014; Ucar et al. 2011). When the period of water stress is finished due to rainfall or irrigation the plants tend to recover and repair the water stress-caused damages (Flexas et al. 2009). In our experiment we tried to simulate such conditions of water stress and recovering. This was made possible by using pots filled with a substrate containing a limited volume of available water, in comparison with daily transpiration. The duration of both water stress (14 days) and recovering (10 days) treatments were adequate to generate medium-term physiological and morphological modifications, which affect the whole growth of plants. This timing was similar to that of Flexas et al. 2009 for young grapevines plants and to that of Ruiz-Sánchez et al. 2000 for young apricot plants.

*Water constraint (stress) was quantified through several variables*

In this type of experiment, it is not enough to differentiate irrigation levels, and it is important to check and quantify drought constraint. For this purpose, several physical and physiological parameters must be evaluated to characterize the water status, as suggested by Jones (2007). Among them we selected the transpiration rate, the predawn leaf water potential and the midday stem water potential, because they are often used and had previously been tested on *Prunus* genotypes (Ferreira et al. 1996; McCutchan and Shackel 1992; Sellés and Berger 1990). Under our experimental conditions drought induced significant differences in stressed plants versus control plants for all these indicators, whatever the genotype. The transpiration rate, and predawn and midday water potential for the different *Prunus* genotypes generally decreased (44%, 77% and 79% respectively) after 14 days of water stress. The measured values quantified the constraint level that was imposed in the present experiment.

The stomatal conductance also decreased significantly as water stress intensified for all genotypes (data not shown). This finding was in accordance with (Beardsell et al. 1973; Hsiao 1973). The differences between genotypes in transpiration rate could be partly attributed to differences in leaf surface area at the time of treatment. It was high for Cadaman and Nemared which had a high leaf surface area, contrary to Montclar and GF81.

However, in such an experiment with several genotypes it is difficult to assure that all genotypes were under the same water stress level, this level depending on the considered criterion (e.g. transpiration, water potentials or stomatal conductance). In this experiment, drought stress was not extreme since it did not induce mortality in leaves nor in roots. Nevertheless, the recovery was not completed at the end of the third phase, as shown by several criteria. According to Miyashita et al. (2005), the rate of recovery decreases gradually as the duration without watering becomes longer. The damages caused by drought stress are not completely reversed when re-watering especially when the drought applied to young plants occurs in the spring during intense physiological activity. An

uncompleted recovery of plants after re-watering is related to the xylem embolism induced by water stress, and this leads to non-functional xylem conduits and disrupts the transport of water and nutrients throughout the plant (Tyree and Sperry 1989). The cavitation resistance shows substantial variation across *Prunus* species as reported by (Cochard et al. 2008).

*Levels of stress were comparable to that obtained in other experiments, either in pots or in the field*

The predawn water potential is supposed to represent the water potential of the medium around the roots when at equilibrium (Améglio et al. 1999). In our case, the mean of predawn water potential in stressed plants ranged between -0.42 to -0.50 MPa. These values are similar to the minimal predawn water potential values measured on (Chardonnay) grapevine cultivars in the field which did not receive any irrigation (Williams and Araujo 2002). Similarly, the range of predawn water potential values obtained after two weeks of water stress was similar to that obtained for two almond cultivars without irrigation for 15 days (Torrecillas et al. 1996).

The midday stem water potential followed roughly the same pattern with lower values. The mean stem water potential of the control plants varied from -0.80 to -1.13 MPa, whereas it varied from -1.48 to -2.0 MPa in stressed plants. These levels in the control and stressed plants were similar to those obtained by Goldhamer et al. (1999) for the peach tree, where the control plants received full irrigation based on the maximum lysimeter evapotranspiration ET(LM) and the stressed plants were subjected to a progressive water stress. Our results for stressed plants were comparable to stressed trees which received 50 % of ET (LM) during 15 days from the beginning of the stress treatment.

*The biomass allocation responded as commonly observed for several genotypes*

One of the common plant responses to water stress is the alteration in biomass allocation within the plant in favour of roots, leading to higher root/shoot ratios in stressed plants (Kramer and Boyer 1995; Wu and Cosgrove 2000). In our experimentation, we focused on the weight of new shoots and new roots because they are the principal contributors to differences in dry matter partitioning (Steinberg et al. 1990). The repartition of dry matter was different according to genotypes, since four genotypes (Myrobolan, GF677, Montclar, and GF305) increased their root to shoot ratio (Myrobolan, GF677, Montclar, and GF305), which indicates that drought affected shoot growth more than root growth for these four genotypes. This repartition of dry matter can decrease water consumption and improve the capacity to explore the soil, and could be associated with drought resistance (Blum et al. 1983). For these genotypes our findings are in line with Steinberg et al. (1990) where the stressed young peach trees increased root fraction of total biomass by 50%. The same percentage of increase in root to shoot ratio was reported for young apple rootstock (Psarras and Merwin 2000). On the other hand, the root/shoot ratios remained stable (not significantly different) for other genotypes. Beyond possible genetic differences and lack of statistical power, we can assume that the response was low for some plants because the stress did not last a long time, or did not reach a threshold that induces allocation changes (Xu et al. 2010).

*Several effects were observed on the root system architecture*

Apart from these global effects of water stress, our study focused on the effects of water stress on the dynamics of the root system architecture (RSA). The modulation of RSA is an important way to capture water under limiting conditions. Our original perspective was to assess the RSA on root parts which had been produced under defined conditions, during the contrasted phases of the experiment. For this purpose, specific measurements were carried out on the young parts of the excavated root systems which were assumed to develop during each of these phases. This assumption was based on general knowledge of root development and more particularly on previous pieces of work conducted by the team on peach trees (Bécel et al. 2012; Pagès et al. 1993; Vercambre et al. 2002; Vercambre et al. 2003).

In order to study how the RSA was modulated by water stress, we considered several traits which reflect different developmental aspects related to axial growth (elongation) and branching.

Root diameter is related to the cost of construction per length unit, and expresses growth potential (Pagès 1995) and the capacity to enter strong soils (Materechera et al. 1992). Under our conditions (loose soil) root diameters were clearly reduced under drought conditions in both the parent and lateral roots, for most genotypes. However, the re-watering did not reverse the water stress effects for some genotypes like Jaspi. The decrease in root diameter can be explained by a decrease in the rates of tangential and radial expansion of cells in both the stele and cortex in the apical zone and by a reduction of the rate of cell division in the meristem (Liang et al. 1997; Sacks et al. 1997). Our findings are in line with several preceding research projects. Olmo et al. (2014) found that drought decreases the root diameter for ten different species of trees and shrubs. For rice, Henry et al. (2012) reported a decrease in root diameter under water stress conditions, with a decrease in the diameter and number of xylem vessels with increasing drought stress severity. For maize, Fraser et al. (1990) also observed a decrease in root diameter under water stress and explained this phenomenon by a reduction in the rate of cell supply to the cortical cell files. From an economical point of view, let us notice that producing finer roots enhances the ratio between the root surface to the root biomass, which in turn can improve the uptake of water (Pagès 1988; Zang et al. 2014). However, the decrease in the number and diameter of vessels can also increase axial resistance to water transport.

Another important characteristic is the elongation rate that could not be measured but was compared from one treatment to the other using the length of the apical unbranched zone. Several authors have shown tight correlations between LAUZ and elongation rate (Lecompte et al. 2001; Pagès et al. 2010; Pellerin and Tabourel 1995). Pagès et al. (2010) showed that LAUZ could be used as an estimator of the elongation rate. We observed a decreasing tendency of the LAUZ under water stress conditions for most genotypes; the decrease was larger for genotypes with higher elongation rates like Cadaman, Jaspi and Nemared. Nevertheless important variations were detected for the same genotype and between genotypes as well as between treatments. Accordingly such large variations of root growth were found in peach trees (Pagès et al. 1993). A part of these variations was correlated to

diameter variations, and another part was induced by water stress treatment. The decrease in root growth under water stress condition could be related to the reduction in cell division and elongation in the apical meristem. Since the size of root meristem decreases under water stress, fewer root cells contribute to the elongation process (Lambers et al. 2008).

The inter-branch distance also responded, and it tended to decrease under the water stress treatment. Since we observed a positive correlation of the inter-branch distance to the diameter of the branched root, we took this effect into account to detect the effects of treatment and genotype more accurately.

In the literature, branching density is often reported to be lower under water limitation (Deak and Malamy 2005; Ober and Sharp 2007; Smith and De Smet 2012) as an adaptive response to water stress. But on the other hand, Seo and Park et al. (2009) reported that not all of the mutants of *Arabidopsis* that are resistant to drought stress reduced their lateral root number. Similarly, Xiong et al. (2006) found that elongation decreased under drought conditions but not the initiation of lateral roots. The increase in root branching density that we observed in stressed plants can reflect a different behaviour of *Prunus* species since no reference to *Prunus* species was found in the literature. It could also be explained as a compensation effect: since the sampled roots were mainly in the deeper parts of the pots, where water was more available, they could have received a signal from the rest of the system to increase branching and water uptake (Hsiao and Xu 2000). Klepper et al. (1973) found that the density of roots could change in depth and new lateral roots were produced in deep layers under drought in cotton plants. Heterogeneity in water availability cannot be avoided in such experiments when rather large root systems are considered.

Comparisons between genotypes in drought tolerance are difficult to achieve because there are several mechanisms by which stress can be mitigated and plants can respond in different ways (Chaves et al. 2003). The traits of the root system architecture are influenced by the genetic background and the interactions between genotype and environment (Kulkarni et al. 2008). In this work we have demonstrated the presence of genetic variation in almost all traits. Under well-watered conditions, the genotypes differed in their root diameter. Jaspi and St-Julien produced the biggest roots, as opposed to Montclar and Myrobolan.

Furthermore, the LAUZ exhibited great variations between genotypes. Cadaman, Jaspi and GF677 have the longest LAUZ whereas Montclar and GF305 have the shortest ones.

On the other hand, we have highlighted how these traits were modulated under water stress treatment. Qualitatively, a common response to water stress was observed on the different traits of the root system architecture, but we showed a genotypic effect determining the level of the response. The decrease in root diameter was more considerable for some genotypes such as Jaspi, GF81 and Cadaman whereas St-Julien did not show a significant reduction in root diameter under water stress. In addition, the relation between the diameters of lateral roots versus that of the parent roots was also influenced by the treatment; the roots seem to be more dominant under water limitation. At the same

time, the shortness of LAUZ under water stress treatment was also influenced by the genotypic effect. The faster growing roots observed in Cadaman and Jaspí for example are more sensitive to reduction under water stress than the slower growing ones like Myrobolan and GF305. Even so, the genotypic effect was also observed in the response of the IBD, through the interaction between the genotype and the diameter of the parent root.

To summarize, the variation of responses and its quantification offers opportunities in the genetic breeding programs toward the selection of performant genotypes under drought conditions.

*Author contribution statement*

L. Pages conceived and designed the experiments; N. Eldebbagh performed the experiments and analyzed the data; L. Pages and N. Eldebbagh wrote the paper.

*Acknowledgments*

This work was funded by the National Institute of Agricultural Research (INRA), France.

*Conflict of interest*

The authors declare that they have no conflict of interest.

**6- References:**

Adeoye PA, Adesiji RA, Oloruntade AJ, Njemanze CF (2014) Effect of irrigation intervals on growth and yield of bell pepper (*Capsicum annuum*) in a tropical semi-arid region. *AJEA* 4:515-524. doi: 10.9734/AJEA/2014/7788

Améglio T, Archer P, Cohen M, Valancogne C, Daudet F-a, Dayau S, Cruiziat P (1999) Significance and limits in the use of predawn leaf water potential for tree irrigation. *Plant Soil* 207:155-167. doi: 10.1023/a:1026415302759

Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM (2011) Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J Exp Bot* 13:1-15. doi: 10.1093/jxb/err266

Asch F, Dingkuhn M, Sow A, Audebert A (2005) Drought-induced changes in rooting patterns and assimilate partitioning between root and shoot in upland rice. *Field Crops Res* 93:223-236. doi: 10.1016/j.fcr.2004.10.002

Bao Y, Aggarwal P, Robbins NE, Sturrock CJ, Thompson MC, Tan HQ, Tham C, Duan L, Rodriguez PL, Vernoux T, Mooney SJ, Bennett MJ, Dinneny JR (2014) Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proc Natl Acad Sci USA* 111:9319-9324. doi: 10.1073/pnas.1400966111

Beardsell MF, Mitchell KJ, Thomas RG (1973) Effects of water stress under contrasting environmental conditions on transpiration and photosynthesis in soybean. *J Exp Bot* 24:579-586. doi: 10.1093/jxb/24.3.579

Bécel C, Vercambre G, Pagès L (2012) Soil penetration resistance, a suitable soil property to account for variations in root elongation and branching. *Plant Soil* 353:169-180. doi: 10.1007/s11104-011-1020-7



Bengough AG, McKenzie BM, Hallett PD, Valentine TA (2011) Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *J Exp Bot* 62:59-68. doi: 10.1093/jxb/erq350

Blum A, Mayer J, Gozlan G (1983) Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant, Cell Environ* 6:219-225. doi: 10.1111/1365-3040.ep11587630

Boyer JS (1982) Plant productivity and environment. *Science* 218:443-448. doi: 10.1126/science.218.4571.443

Cahn MD, Zobel RW, Bouldin DR (1989) Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant Soil* 119:271-279. doi: 10.1007/bf02370419

Canadell J, Zedler PH (1995) Underground structures of woody plants in mediterranean ecosystems of Australia, California, and Chile. In: Arroyo MTK, Zedler PH, Fox MD (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia*, vol 108. Springer, New York, pp 177-210

Chaves MM, Maroco, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought\_ from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol* 30:239-264. doi: 10.1071/FP02076

Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, Eshel A (2008) Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species. *J Plant Physiol* 165:976-982. doi: 10.1016/j.jplph.2007.07.020

Comas LH, Becker SR, Cruz VM, Byrne PF, Dierig DA (2013) Root traits contributing to plant productivity under drought. *Front Plant Sci* 4:442-458. doi: 10.3389/fpls.2013.00442

Deak KI, Malamy J (2005) Osmotic regulation of root system architecture. *Plant J* 43:17-28. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02425.x

Duval H (2015) Use of *Prunus* genetic diversity for peach rootstock. *Acta Hort* 1084:277-282. doi: 10.17660/ActaHortic.2015.1084.39

Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL (2000) Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytol* 147:33-42. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x

Ferreira MI, Valancogne C, Daudet FA, Ameglio T, Pacheco CA, Michaelsen J (1996) Evapotranspiration and crop-water relations in a peach orchard. In: Camp CR, Dadler EJ, Yoder RE (eds) *Proceedings of the international conference on evapotranspiration and irrigation scheduling*. ASAE/IA/ICID, San Antonio, Texas, pp 61-68

Fitter A, Hay R (2002) Water. In: Hay AF (ed) *Environmental physiology of plants*. Academic Press, London, pp 131-190

Flexas J, Barón M, Bota J, Ducruet J-M, Gallé A, Galmés J, Jiménez M, Pou A, Ribas-Carbó M, Sajnani C, Tomàs M, Medrano H (2009) Photosynthesis limitations during water stress acclimation

and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (V. berlandieri×V. rupestris). J Exp Bot 60:2361-2377. doi: 10.1093/jxb/erp069

Fraser TE, Silk WK, Rost TL (1990) Effect of low water potential on cortical cell length in growing regions of maize roots. Plant Physiol 93:648-651. doi: 10.1104/pp.93.2.648

Gao X, Giorgi F (2008) Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. Global Planet Change 62:195-209. doi: 10.1016/j.gloplacha.2008.02.002

García-Tejero I, Durán-Zuazo V, Arriaga-Sevilla J, Muriel-Fernández J (2012) Impact of water stress on citrus yield. Agron Sustain Dev 32:651-659. doi: 10.1007/s13593-011-0060-y

Goldhamer DA, Fereres E, Mata M, Girona J, Cohen M (1999) Sensitivity of continuous and discrete plant and soil water status monitoring in peach trees subjected to deficit irrigation. J Amer Soc Hort Sci 124:437-444

Grzesiak S, Iijima M, Kono Y, Yamauchi A (1997) Differences in drought tolerance between cultivars of field bean and field pea. A comparison of drought-resistant and drought-sensitive cultivars. Acta Physiol Plant 19:349-357. doi: 10.1007/s11738-997-0012-y

Henry A, Cal AJ, Batoto TC, Torres RO, Serraj R (2012) Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. J Exp Bot 63:4751-4763. doi: 10.1093/jxb/ers150

Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. Biometrical J 50:346-363. doi: 10.1002/bimj.200810425

Hsiao TC (1973) Plant responses to water stress. Annu Rev Plant Physiol 24:519-570. doi: 10.1146/annurev.pp.24.060173.002511

Hsiao TC, Xu L-K (2000) Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. J Exp Bot 51:1595-1616. doi: 10.1093/jexbot/51.350.1595

Jones HG (2007) Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. J Exp Bot 58:119-130. doi: 10.1093/jxb/erl118

Jones HG (2012) How do rootstocks control shoot water relations. New Phytol 194:301-303. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04110.x

Klepper B (1991) Root-Shoot relationships. In: Waisel Y, Eshel A, Kafka E UP (eds) Plant Roots, the Hidden Half. Marcel Dekker Inc, New York, pp 265-286

Klepper B, Taylor HM, Huck MG, Fiscus EL (1973) Water relations and growth of cotton in drying soil. Agron J 65:307-310. doi: 10.2134/agronj1973.00021962006500020036x

Kondo M, Murty MVR, Aragonés DV (2000) Characteristics of root growth and water uptake from soil in upland rice and maize under water stress. Soil Sci Plant Nutr 46:721-732. doi: 10.1080/00380768.2000.10409137

Kramer PJ, Boyer JS (1995) Roots and root systems. In: Kramer PJ, Boyer JS (eds) Water relations of plants and soils. Academic Press Inc, London, pp 115-166

Kulkarni M, Borse T, Chaphalkar S (2008) Mining anatomical traits: A novel modelling approach for increased water use efficiency under drought conditions in plants. Czech J Genet Plant Breed 44:11-21

Lambers H, Chapin III FS, Pons T (2008) Plant Physiological Ecology. Springer, New York.

Lecompte F, Ozier-Lafontaine H, Pagès L (2001) The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. Plant Soil 236:19-31. doi: 10.1023/a:1011924529885

Li W, Zhang S, Shan L, Eneji A (2011) Changes in root characteristics, gas exchange and water use efficiency following water stress and rehydration of Alfalfa and Sorghum. AJCS 5:1521-1532

Liang BM, Sharp RE, Baskin TI (1997) Regulation of growth anisotropy in well-watered and water-stressed maize roots (I. spatial distribution of longitudinal, radial, and tangential expansion rates). Plant Physiol 115:101-111. doi: 10.1104/pp.115.1.101

Lopez B, Sabate S, Gracia C (1998) Fine roots dynamics in a Mediterranean forest: effects of drought and stem density. Tree Physiol 18:601-606. doi: 10.1093/treephys/18.8-9.601

Lopez G, Hossein Behboudian M, Girona J, Marsal J (2012) Drought in deciduous fruit trees: implications for yield and fruit quality. In: Aroca R (ed) Plant responses to drought stress. Springer, Berlin-Heidelberg, pp 441-459

Lucas M, Godin C, Jay-Allemand C, Laplace L (2008) Auxin fluxes in the root apex co-regulate gravitropism and lateral root initiation. J Exp Bot 59:55-66. doi: 10.1093/jxb/erm171

Materechera SA, Alston AM, Kirby JM, Dexter AR (1992) Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. Plant Soil 144:297-303. doi: 10.1007/bf00012888

McCutchan H, Shackel KA (1992) Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L. cv. French). J Am Soc Hort Sci 117:607-611

Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Environ Exp Bot 53:205-214. doi: 10.1016/j.envexpbot.2004.03.015

Morandi B, Losciale P, Manfrini L, Zibordi M, Anconelli S, Galli F, Pierpaoli E, Corelli Grappadelli L (2014) Increasing water stress negatively affects pear fruit growth by reducing first its xylem and then its phloem inflow. J Plant Physiol 171:1500-1509. doi: 10.1016/j.jplph.2014.07.005

Mu J, Khan S (2009) The effect of climate change on the water and food nexus in China. Food Sec 1:413-430. doi: 10.1007/s12571-009-0042-y

Ober ES, Sharp RE (2007) Regulation of root growth responses to water deficit. In: Jenks MA, Hasegawa PM, Jain SM (eds) Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops. Springer, Netherlands, pp 33-53

Olesen JE, Trnka M, Kersebaum KC, Skjelvåg AO, Seguin B, Peltonen-Sainio P, Rossi F, Kozyra J, Micale F (2011) Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. Eur J Agron 34:96-112. doi: 10.1016/j.eja.2010.11.003

Olmo M, Lopez-Iglesias B, Villar R (2014) Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate. Plant Soil 384:113-129. doi : 10.1007/s11104-014-2178-6

Pagès L. 1988. Morphogenèse racinaire: Aspects particuliers chez les arbres. In : CTIFL (ed) 8ème Colloque sur les recherches fruitières. INRA-CTFL, Bordeaux, pp 81-92

Pagès L, Kervella J, Chadoeuf J (1993) Development of the root system of young peach trees (*Prunus persia* L. Batsch): A morphometrical analysis. Ann Bot. 71:369-375.

Pagès L (1995) Growth patterns of the lateral roots of young Oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter. New Phytol 130:503-509. doi: 10.2307/2558720

Pagès L, Kervella J, Chadoeuf J (1993) Development of the root system of young peach trees (*Prunus persia* L. Batsch): A morphometrical analysis. Ann Bot 71:369-375. doi: 10.1006/anbo.1993.1046

Pagès L, Serra V, Draye X, Doussan C, Pierret A (2010) Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip. Plant Soil 328:35-44. doi: 10.1007/s11104-009-0079-x

Pagès L (2014) Branching patterns of root systems: quantitative analysis of the diversity among dicotyledonous species. Ann Bot. 114:591-598.

Pellerin S, Tabourel F (1995) Length of the apical unbranched zone of maize axile roots: Its relationship to root elongation rate. Environ Exp Bot 35:193-200. doi: 10.1016/0098-8472(94)00043-5

Périn C, Rebouillat J, Brasileiro AMC, Diévert A, Gantet P, Breitler JC, Johnson AAT, Courtois B, Ahmadi N, de Raissac M, Luquet D, Conte M, This D, Pati PK, Le QH, Meynard D, Verdeil JL, Guiderdoni E (2007) Novel insights into the genomics of rice root adaptive development. In: Brar DS, Mackill DJ, Hardy B (eds) Rice Genetics V. World Scientific Publishing Company, Philippines, pp 117-141

Psarras G, Merwin IA (2000) Water stress affects rhizosphere respiration rates and root morphology of young 'Mutsu' apple trees on M.9 and MM.111 rootstocks. J Am Soc Hort Sci 125:588-595

R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>

Ramos MC, Martínez-Casasnovas JA (2014) Soil water variability and its influence on transpirable soil water fraction with two grape varieties under different rainfall regimes. Agric, Ecosyst Environ 185:253-262. doi: 10.1016/j.agee.2013.12.025

- Rengasamy P (2006) World salinization with emphasis on Australia. *J Exp Bot* 57:1017-1023. doi: 10.1093/jxb/erj108
- Ruiz-Sánchez MC, Domingo R, Torrecillas A, Pérez-Pastor A (2000) Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant Sci* 156:245-251. doi: 10.1016/S0168-9452(00)00262-4
- Sacks MM, Silk WK, Burman P (1997) Effect of water stress on cortical cell division rates within the apical meristem of primary roots of maize. *Plant Physiol* 114:519-527. doi: 10.1104/pp.114.2.519
- Schenk HJ, Jackson RB (2002) Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *J Ecol* 90:480-494. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00682.x
- Sellés G, Berger A (1990) Physiological indicators of plant water status as criteria for irrigation scheduling. *Acta Hort* 178:87-100. doi: 10.17660/ActaHortic.1990.278.6
- Seo PJ, Park CM (2009) Auxin homeostasis during lateral root development under drought condition. *Plant Signal Behav* 4:1002-1004. doi: 10.1104/pp.109.144220
- Serra I, Strever A, Myburgh PA, Deloire A (2014) The interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. *Aust J Grape Wine Res* 20:1-14. doi: 10.1111/ajgw.12054
- Smith S, De Smet I (2012) Root system architecture: insights from Arabidopsis and cereal crops. *Philos Trans R Soc B* 367:1441-1452. doi: 10.1098/rstb.2011.0234
- Steinberg SL, Miller JC, Mcfarland MJ (1990) Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. *Aust J Plant Physiol* 17:23-36. doi: 10.1071/PP9900023
- Cwierzynski S, Stachowiak A (2009) The usefulness of four rootstocks for the production of maiden peach trees. *J Fruit Ornam Plant Res* 17:39-48
- Thaler P, Pagès L (1996) Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiol Plant* 97:365-371. doi: 10.1034/j.1399-3054.1996.970222.x
- Torrecillas A, Alarcón JJ, Domingo R, Planes J, Sánchez-Blanco MJ (1996) Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Sci* 118:135-143. doi: 10.1016/0168-9452(96)04434-2
- Torrecillas A, Domingo R, Galego R, Ruiz-Sánchez MC (2000) Apricot tree response to withholding irrigation at different phenological periods. *Sci Hortic* 85:201-215. doi: 10.1016/S0304-4238(99)00146-6
- Trachsel S, Kaeppler SM, Brown KM, Lynch JP (2011) Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant Soil* 341:75-87. doi: 10.1007/s11104-010-0623-8

Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40:19-36. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315

Ucar Y, Kazaz S, Askin MA, Aydinsakir K, Kadayifci A, Senyigit U (2011) Determination of irrigation water amount and interval for carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) with Pan Evaporation Method. *HortScience*. 46:102-107

Van der Weele CM, Spollen WG, Sharp RE, Baskin TI (2000) Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient agar media. *J Exp Bot* 51:1555-1562. doi: 10.1093/jexbot/51.350.1555

Varney GT, Canny MJ (1993) Rates of water uptake into the mature root system of maize plants. *New Phytol* 123:775-786. doi: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03789.x

Vercambre G, Doussan C, Pages L, Habib R, Pierret A (2002) Influence of xylem development on axial hydraulic conductance within *Prunus* root systems. *Trees* 16:479-487. doi: 10.1007/s00468-002-0190-6

Vercambre G, Pagès L, Doussan C, Habib R (2003) Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant Soil* 251:1-11. doi: 10.1023/a:1022961513239

Williams LE, Araujo FJ (2002) Correlations among predawn leaf, midday leaf, and midday stem water potential and their correlations with other measures of soil and plant water status in *Vitis vinifera*. *J Amer Soc Hort Sci* 127:448-454

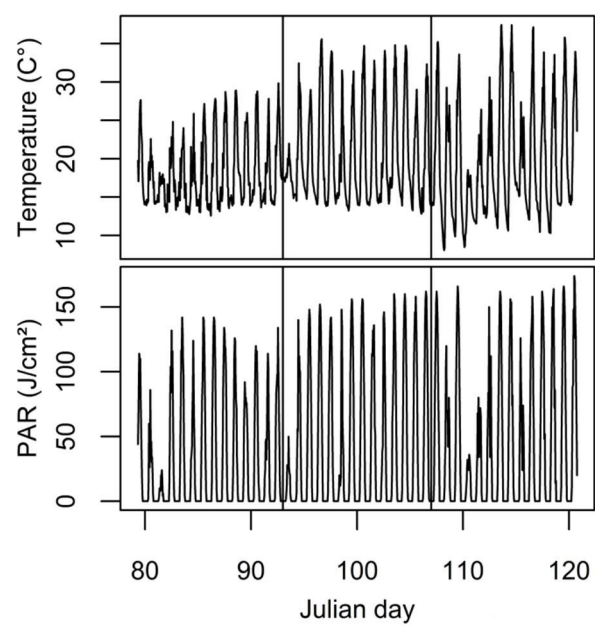
Wu Y, Cosgrove DJ (2000) Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *J Exp Bot* 51:1543-1553. doi: 10.1093/jexbot/51.350.1543

Xiong L, Wang R-G, Mao G, Koczan JM (2006) Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid. *Plant Physiol* 142:1065-1074. doi: 10.1104/pp.106.084632

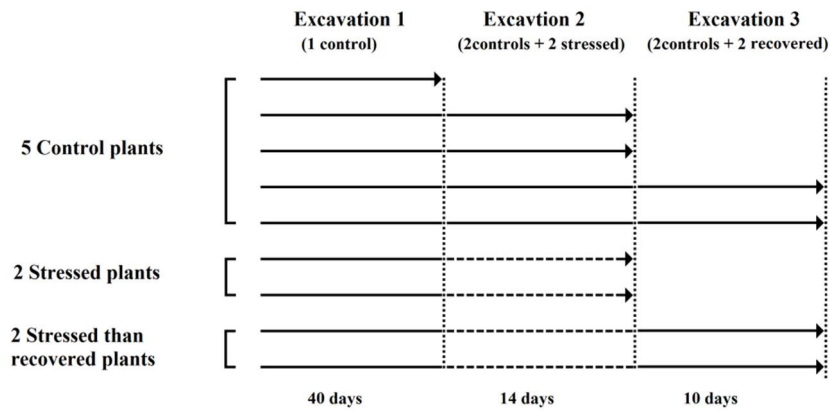
Xu Z, Zhou G, Shimizu H (2010) Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signal Behav* 5:649-654. doi: 10.4161/psb.5.6.11398

Zang U, Goisser M, Häberle K-H, Matyssek R, Matzner E, Borken W (2014) Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *J Plant Nutr Soil Sci* 177:168-177. doi: 10.1002/jpln.201300196

Figure

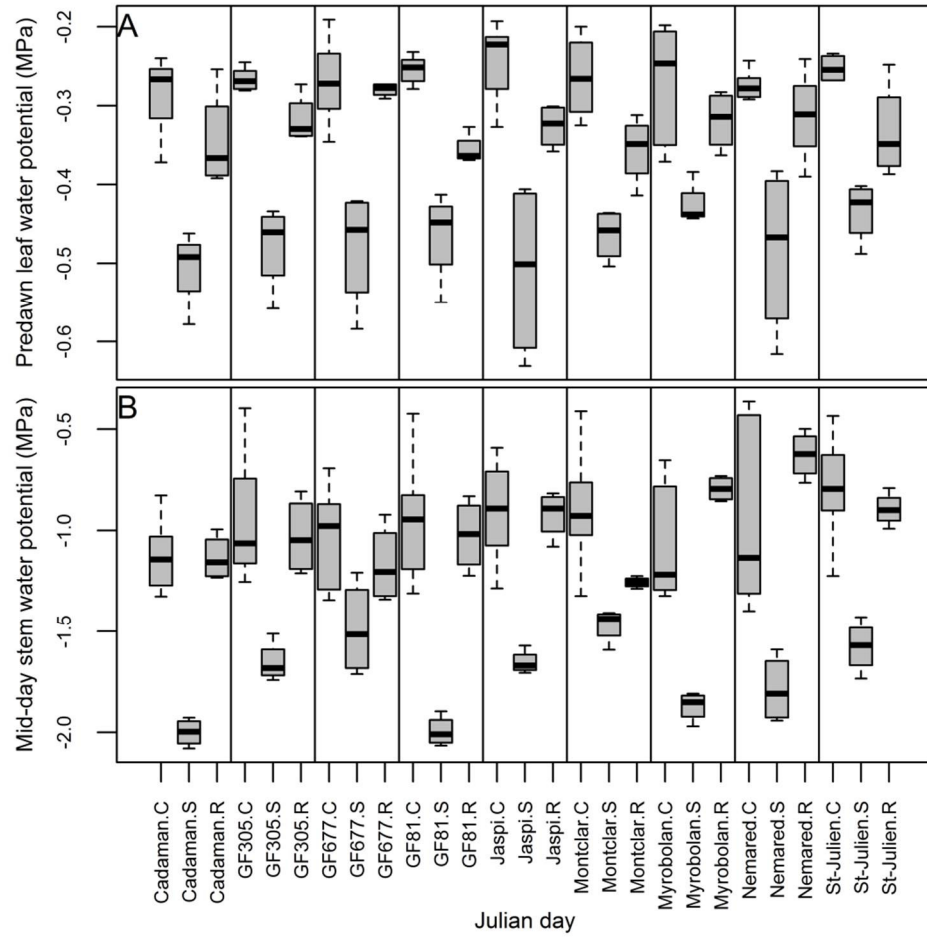


**Fig. 1** Air temperature and photosynthetic active radiation recorded during the experimentation.

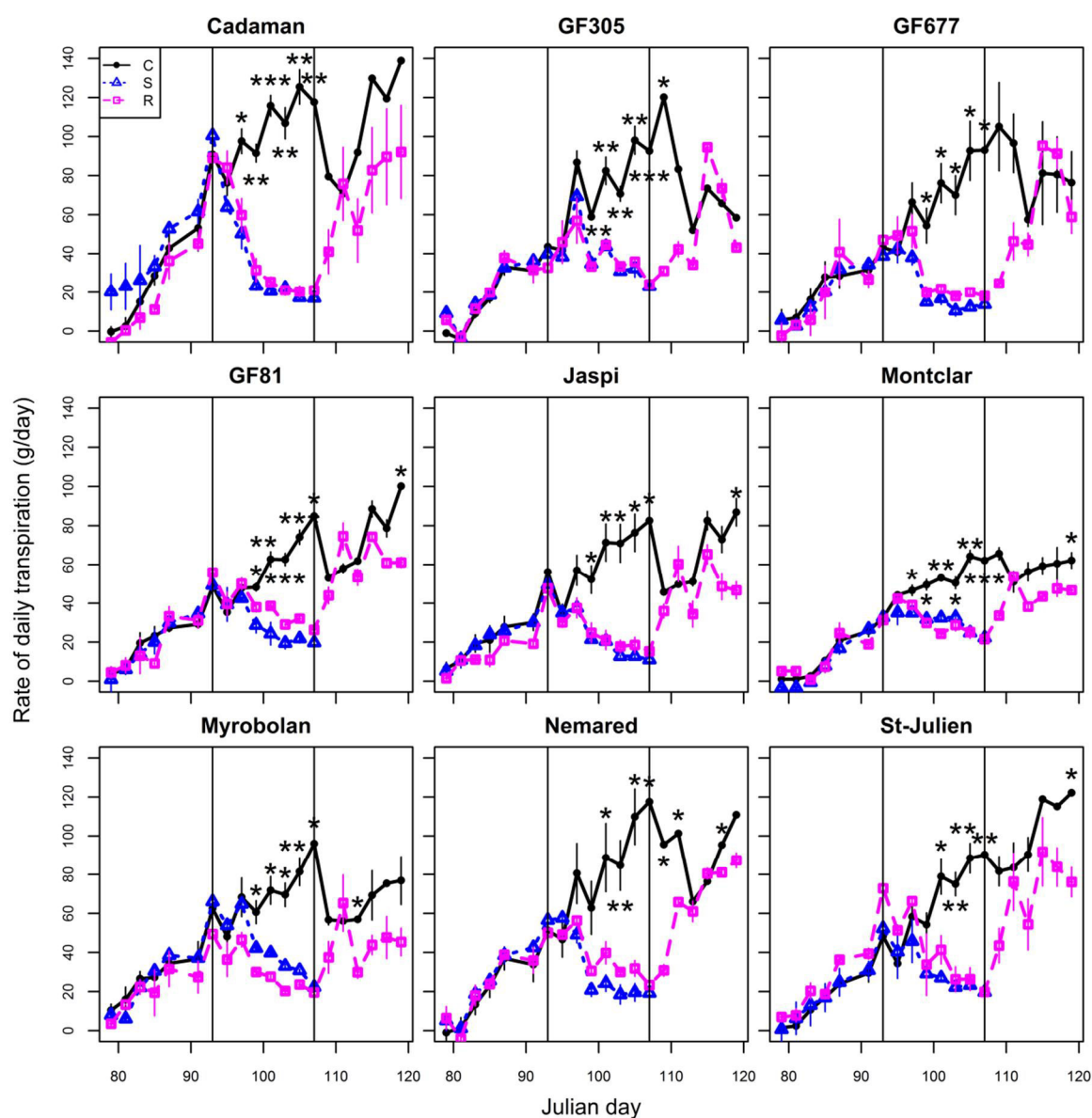


**Fig. 2** General timetable of the experiment.

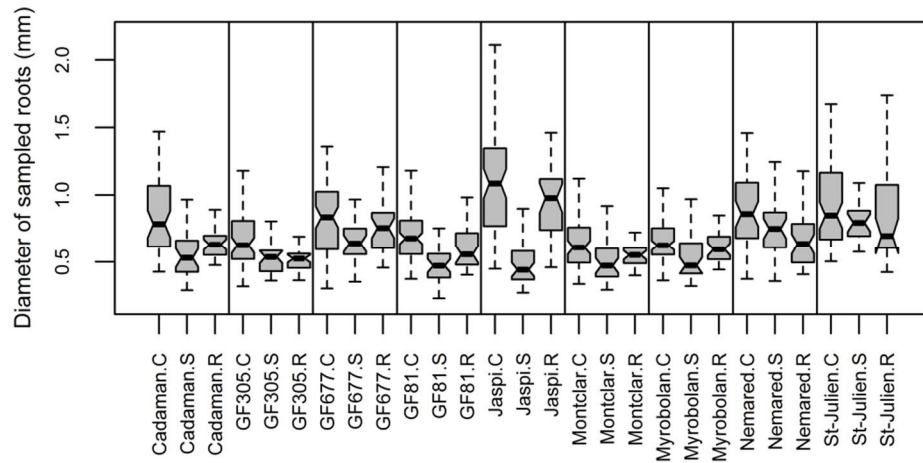




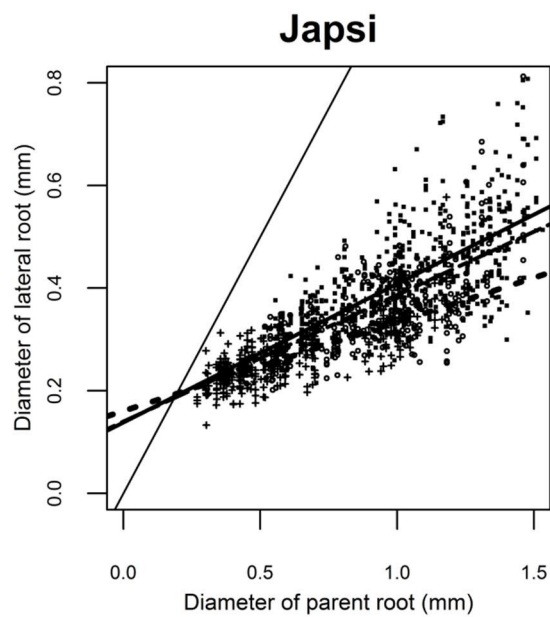
**Fig. 3** (A): predawn leaf water potential and (B): Mid-day stem water potential under different treatments (C: Control, S: drought stress, R: recovered treatment) for all genotypes



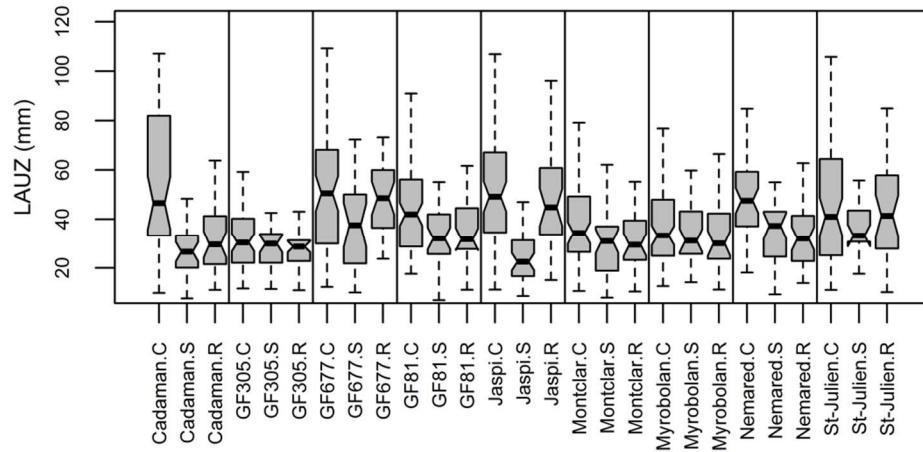
**Fig. 4** Rate of daily transpiration (Mean  $\pm$  SD) for the different treated plants for each genotype during the experimentation. (C: Control, S: drought stress, R: recovering treatment). Significance codes: (0 : \*\*\* $\sim$ 0.001 : \*\* $\sim$ 0.01 : \* $\sim$ 0.05 :  $\sim$ 0.1 :  $\sim$ 1) are used to refer to differences between the control and other treatments of the same genotype.



**Fig. 5** Distribution of the diameters of the main sampled roots for each genotype under different treatments. (C: Control, S: drought stress, R: recovered treatment).



**Fig. 6** Example of relationship between the diameter of parent root and the diameter of lateral root under different treatments for Japsi (Control: filled square black and black solid lines, stressed plant: plus and dotted lines, recovered plant: circles and dashed lines).



**Fig. 7** The length of apical unbranched zone (LAUZ) of roots under different treatments for each genotype. (C: Control, S: drought stress, R: recovering treatment).

Table 1: List of genotypes and number of plants.

Rootstock genotype	Species	Number of plants
GF677	<i>P persica</i> * <i>P dulcis</i>	9
GF305	<i>P persica</i>	8
Montclar	<i>P persica</i>	9
Nemared	<i>P persica</i>	7
Jaspi	<i>P spinosa</i> * <i>P domestica</i>	9
Myrobolan 1254	<i>P cerasifera</i>	9
GF81	<i>P marianna</i>	9
St Julien Hybrid N°2	<i>P domestica</i>	9
Cadaman	<i>P persica</i> * <i>P davidiana</i>	8

Table 2: The transpiration rate per unit of leaf area (g/day.cm<sup>2</sup>) for the different treatments and genotypes.

Genotype	Rate of transpiration per unit of surface (g/day. cm <sup>2</sup> )
Cadaman C	0.153 ± 0.007
S	0.019 ± 0.008 **
R	0.109 ± 0.068
GF305 C	0.136 ± 0.039
S	0.049 ± 0.005 *
R	0.096 ± 0.003
GF677 C	0.113 ± 0.029
S	0.027 ± 0.014 *
R	0.114 ± 0.037
GF81 C	0.153 ± 0.045
S	0.048 ± 0.003 *
R	0.13 ± 0.03
Jaspi C	0.108 ± 0.016
S	0.019 ± 0.002 ***
R	0.074 ± 0.007
Montclar C	0.137 ± 0.021
S	0.061 ± 0.008 *
R	0.098 ± 0.028
Myrobolan C	0.12 ± 0.031
S	0.047 ± 0.003 *
R	0.09 ± 0.01

Nemared	C	0.069 ± 0.017
	S	0.018 ± 0.004 *
	R	0.056 ± 0.01
St-Julien	C	0.139 ± 0.017
	S	0.04 ± 0.005 ***
	R	0.136 ± 0.016

The value expressed in (Mean ± SD). Significance codes: (0 : \*\*\* ~ 0.001 ; \*\* ~ 0.01 ; \* ~ 0.05 ; . ~ 0.1 ; ~ 1) are used to refer to differences between the control and other treatments of the same genotype.

Table 3: Values of the ratio of root dry weight to shoot dry weight, ratio of root dry weight to root fresh weight and leaf area.

Genotype		New root/New shoot	Root dry weight / root fresh weight	Leaf area (cm <sup>2</sup> )
Cadaman	C	0.18±0.031	0.135±0.015	811±164
	S	0.16±0.0005	0.217±0.008 **	948.2±285
	R	0.18±0.0029	0.205 ±0.006 **	859±87
GF305	C	0.33±0.022	0.103±0.025	555±228
	S	0.41±0.0081 *	0.154±0.003 .	568±47
	R	0.41±0.0027**	0.159±0.004 .	605±43
GF677	C	0.18±0.018	0.111±0.02	685±147
	S	0.3±0.0084 **	0.164±0.002 *	513±145
	R	0.22±0.029	0.155±0.015 .	671±73
GF81	C	0.46±0.053	0.106±0.019	434±135
	S	0.45±0.034	0.154±0.004 *	433±55
	R	0.40±0.055	0.174±0.005 **	520±104
Jaspi	C	0.3±0.034	0.121±0.014	760±200
	S	0.28±0.009	0.164±0.003 *	643±13
	R	0.35±0.048	0.148±0.004 .	640±95
Montclar	C	0.31±0.006	0.107±0.019	392±131
	S	0.39±0.033 *	0.137±0.001	389±47
	R	0.34±0.018	0.15±0.004 *	495±105
Myrobolan	C	0.37±0.022	0.113±0.019	632±204
	S	0.69±0.022***	0.175±0.014 *	572±30
	R	0.66±0.056***	0.172±0.003 *	508±142

Nemared	C	0.14±0.027	0.096±0.035	1372±670
	S	0.22±0.0011	0.161±0.011	1058±125
	R	0.19±0.063	0.173±0.032	1579±168
St-Julien	C	0.34±0.095	0.115±0.025	602±166
	S	0.23±0.031	0.165±0.006	542.1±128
	R	0.37±0.074	0.155±0.015	600±197

The value expressed in (Mean ± SD). Significance codes: (0 : \*\*\* ~ 0.001 : \*\* ~ 0.01 : \* ~ 0.05 : . ~ 0.1 : ~ 1) are used to refer to differences between the control and other treatments of the same genotype.

Table 4: Analysis of variance on the diameter of the main sampled roots.

Response: Diameter of the main sampled roots	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
Genotype	8	14.425	1.803	31.322	< 2.2e-16 ***
Treatment	2	10.773	5.387	93.570	< 2.2e-16 ***
Interaction Genotype: treatment	16	5.256	0.329	5.706	4.849e-12 ***
Residuals	1167	67.181	0.058		

Table 5: Analysis of variance on the diameter of the lateral roots.

Response: Diameter of lateral roots	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Diameter of parent root	1	192.328	192.32	67546.1	< 2.2e-16 ***
Interaction Diameter of parent root : Genotype	8	3.167	0.396	139.03	< 2.2e-16 ***
Interaction Diameter of parent root: Treatment	2	1.13	0.565	198.5	< 2.2e-16 ***
Residuals	12735	36.261	0.003		



Table 6: Analysis of variance on the length of apical unbranched zone of roots.

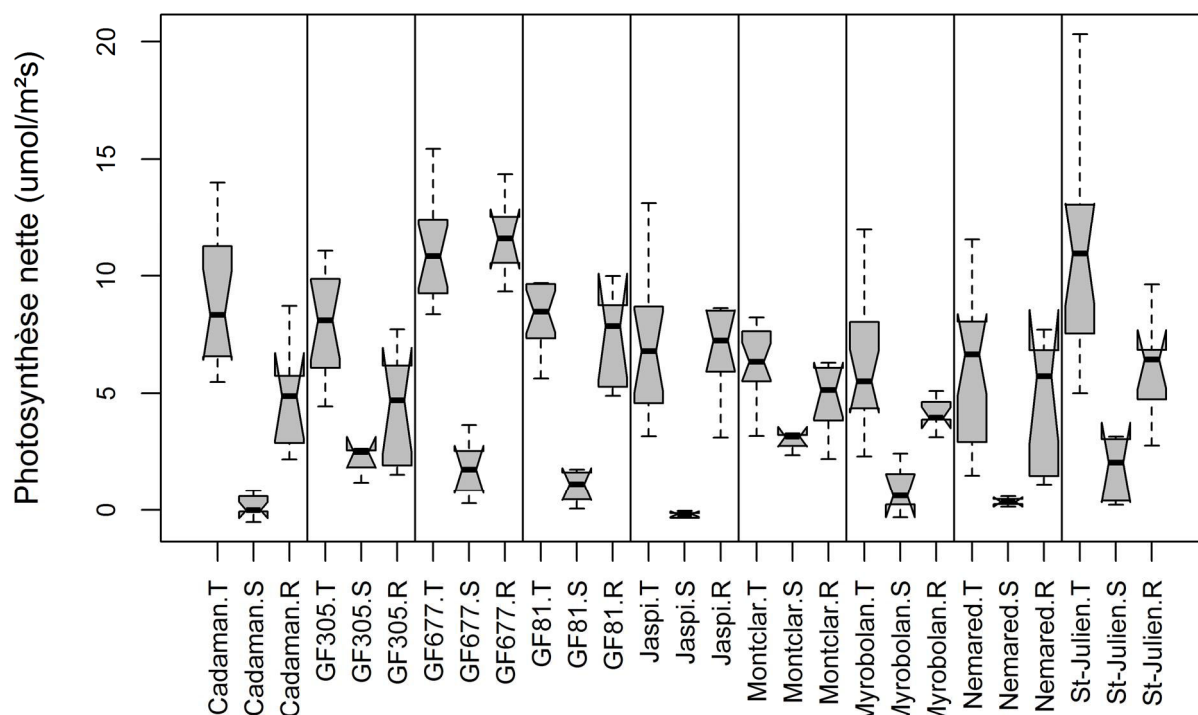
Response: LAUZ	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Diameter of parent root	1	1987482	1987482	9111.96	< 2.2e-16 ***
Treatment	3	21577	7192	32.97	< 2.2e-16 ***
Interaction Genotype: Diameter of parent root	8	14430	1804	8.26	5.96e-11 ***
Residuals	1182	257815	218		

Table 7: Analysis of variance on the log of the inter-branch distance.

Response: Log(IBD)	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Diameter of parent root	1	16673.0	16673.0	56746.39	< 2.2e-16 ***
Treatment	3	895.8	298.6	1016.28	< 2.2e-16 ***
Interaction Genotype: Diameter of parent root	8	82.6	10.3	35.132	< 2.2e-16 ***
Residuals	12706	3733.2	0.3		

### 3.3. Suite de résultats non inclus dans l'article

#### 3.3.1. Photosynthèse nette



**Figure 16: Photosynthèse nette des plantes des différents traitements et génotypes.**

Le graphique ci-dessus montre une diminution très forte de la photosynthèse nette des plantes stressées pour les différents génotypes. Aucune valeur ne dépasse le seuil de  $5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Les tests statistiques (tableau 6) confirment l'effet très significatif du génotype ( $p < 1.09 \times 10^{-7}$ ) et du traitement ( $p < 2 \times 10^{-16}$ )

**Tableau 6: Analyse de variance de la photosynthèse nette suivant le traitement et les génotypes.**

	Degré de liberté	Somme des écarts	La moyenne des écarts	F valeur	P
Génotype	8	401.2	50.2	6.489	$1.09 \times 10^{-7}$ ***
Traitement	2	2107.3	1053.7	136.331	$2 \times 10^{-16}$ ***
Résidus	254	1963.1	7.7		

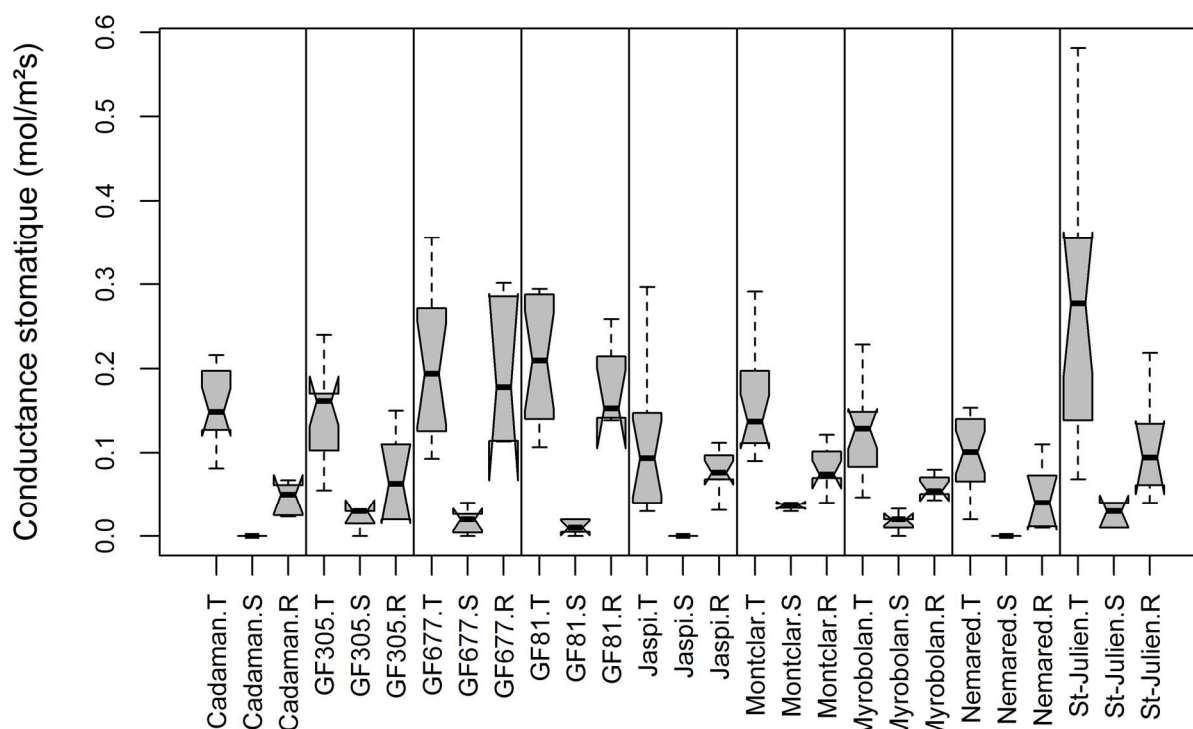
La moyenne de la photosynthèse nette pour les différents génotypes et les différents traitements a été calculée. Elle est toujours supérieure dans les plants témoins. La valeur minimale de la photosynthèse nette des témoins était chez Nemared avec  $6.20 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Le test de Tukey révèle une réduction très significative de la photosynthèse des plantes stressées par rapport aux plantes témoins pour tous les génotypes. La photosynthèse nette des plantes stressées varie entre  $2.93 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  chez Montclar et  $-0.26 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  chez Jaspi

Durant la période de recouvrement, la photosynthèse nette a ré-augmenté significativement pour la plupart des génotypes. Seulement GF305 et St-Julien ont présenté des différences significatives entre les plantes témoins et les plantes en recouvrement.

Les plantes recouvertes du génotype GF677 ont même dépassé le taux de la photosynthèse des plantes témoins avec des moyennes de  $11.65$  et  $11.32 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  respectivement.

### 3.3.2. Conductance stomatique



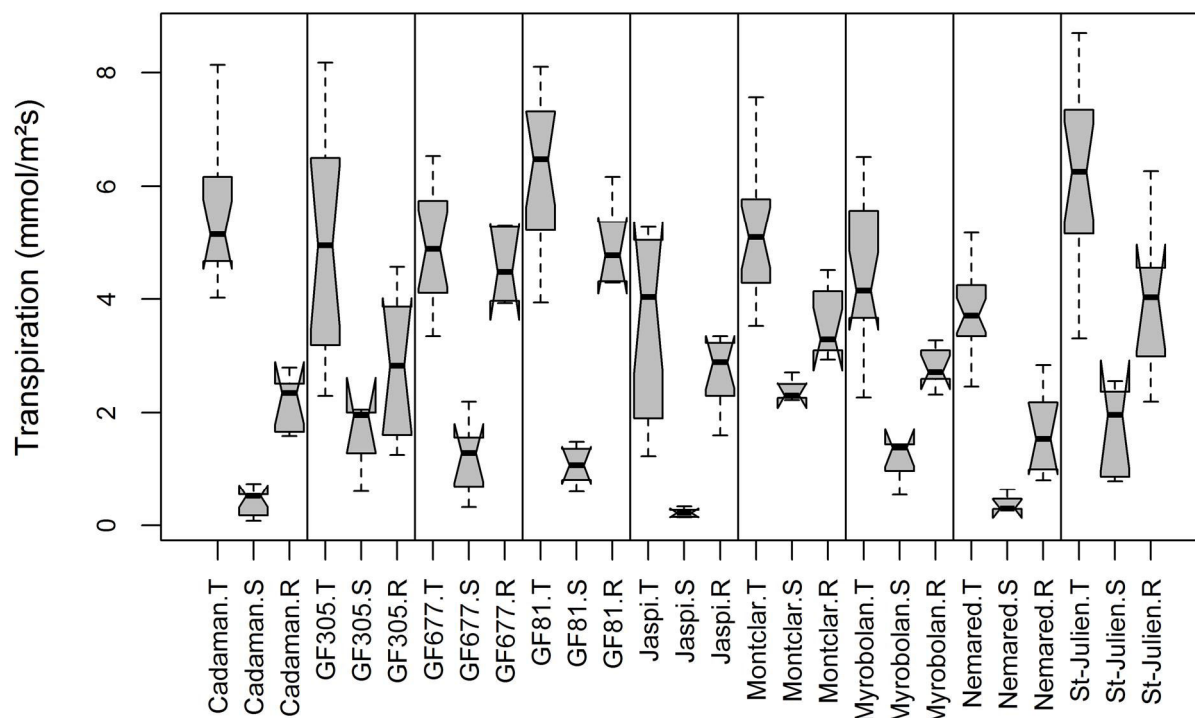
**Figure 17: Conductance stomatique des plantes des différents traitements et génotypes.**

Les tendances pour la conductance stomatique (Figure 17) sont proches de celles observées dans le graphique précédent pour la photosynthèse. Une baisse drastique de la conductance stomatique a été observée chez les plants stressés de tous les génotypes. Les stomates sont totalement fermés chez les plants stressés de Cadaman, Nemared et Jaspi et la conductance stomatique est toujours inférieure à  $0.04 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour les autres génotypes.

L'analyse de variance montre un effet significatif du génotype et un effet plus fort du traitement sur la conductance stomatique. Les comparaisons multiples, réalisées avec le test de Tukey, révèlent une réduction significative de la conductance stomatique pour les plants stressés en comparaison avec les témoins pour tous les génotypes.

La phase de recouvrement n'a pas abouti à un recouvrement complet pour tous les génotypes. Seuls GF677, GF81 et Cadaman n'ont pas présenté de différences significatives entre les témoins et les plants recouvrés. Pour les autres génotypes, des différences significatives subsistent entre les témoins et les plants recouvrés.

### 3.3.3. Transpiration par unité de surface



**Figure 18: Transpiration des plantes pour les différents traitements et géotypes.**

L'appareil ADC4 (ADC-LCA4 - The Analytical Development company Ltd, Hoddesdon, Herts, UK) utilisé pour les mesures de photosynthèse et de conductance stomatique mesure aussi simultanément la transpiration par unité de surface. Les données de la transpiration pour les différents traitements et géotypes sont présentées dans la figure 18.

Les taux de transpiration les plus élevés ont été observés toujours dans les plantes témoins. Sur ces plants témoins, la moyenne transpiration se situe entre  $3.60 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  chez Nemared et  $5.67 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  chez Cadaman.

La contrainte hydrique a provoqué une chute du taux de transpiration des plants stressés. La baisse est significative pour tous les géotypes : elle varie entre 53% à 93 % par rapport aux témoins chez Montclar et Cadaman respectivement.

L'effet de la contrainte hydrique a persisté après la phase de recouvrement sur une majorité de géotypes. Seulement trois d'entre eux (GF677, GF81 et Jaspi) n'ont pas montré de différence significative entre plants témoins et recouverts. Les autres géotypes montrent une augmentation de leur transpiration en comparaison avec la phase de stress mais les différences restent significatives entre les témoins et les recouverts à la fin de la dernière phase.

### 3.3.4. Effet de la contrainte hydrique sur la surface foliaire

Nous avons analysé la réponse de la surface foliaire à la contrainte hydrique à plusieurs niveaux :

- 1-la surface moyenne d'une feuille pour chaque géotype/traitement
- 2- La moyenne de la surface foliaire totale pour chaque géotype/traitement
- 3-La moyenne de la surface de chaque feuille déployée à chaque date pour chaque géotype/traitements.

D'abord, l'analyse de variance de la surface moyenne d'une feuille déployée en fonction du traitement montre une réduction significative de la surface foliaire des plants stressés par rapport à la surface foliaire des plants témoins pour les génotypes : (GF305, GF677, Jaspi, Montclar, Myrobolan et Nemared). Deux génotypes de cette liste (GF677 et Montclar) ne présentent plus de différences entre les plants témoins et les plants recouverts.

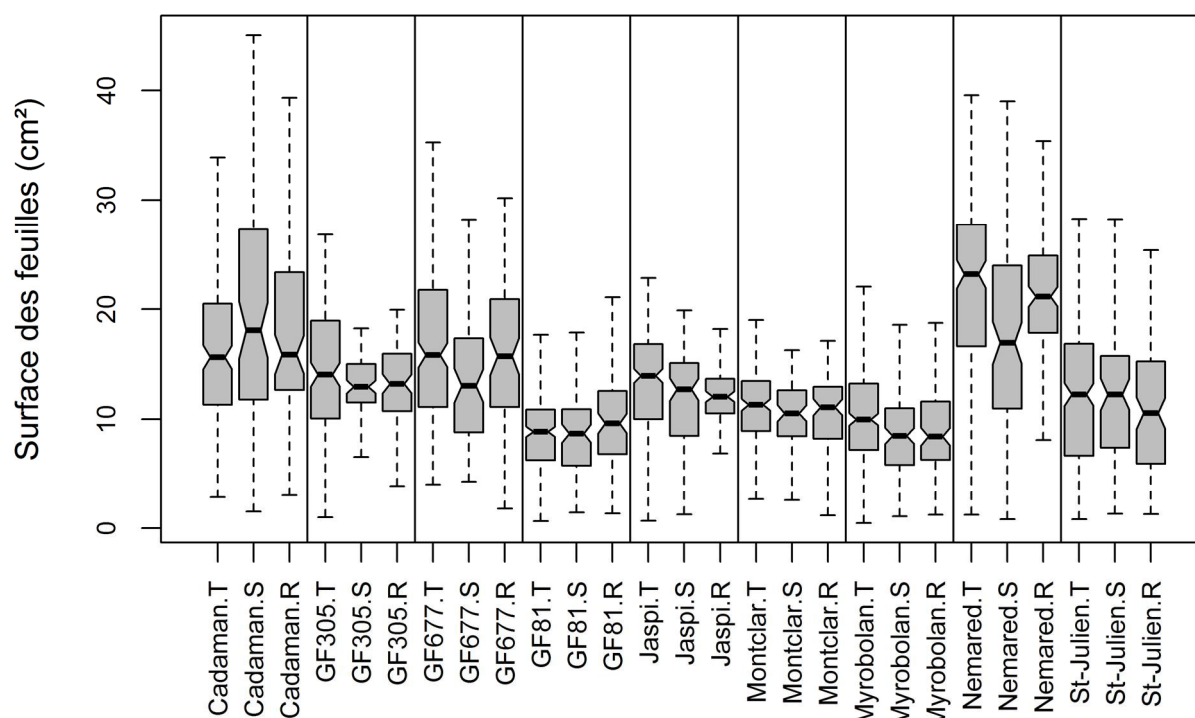
Aucune différence significative n'a été détectée entre les différentes modalités pour les génotypes suivants : Cadaman, GF81 et St Julien

Le tableau 7 présente les moyennes de la surface foliaire d'une feuille (Moyenne  $\pm$  écart-type) et les P values des comparaisons multiples pour chaque génotype.

**Tableau 7: Effet du traitement sur la surface moyenne d'une feuille.**

génotype	Moyenne T (cm <sup>2</sup> )	Moyenne S (cm <sup>2</sup> )	Moyenne R (cm <sup>2</sup> )	T vs S P. value	T vs R P. value	S vs R P. value
Cadaman	17.41 $\pm$ 10	20.61 $\pm$ 11.8	18.67 $\pm$ 9.3	0.053	0.629	0.415
GF305	15.16 $\pm$ 5.2	12.62 $\pm$ 3.7	12.73 $\pm$ 4.1	<b>0.0001</b>	<b>0.0002</b>	0.985
GF677	15.97 $\pm$ 6.4	13.31 $\pm$ 5.4	15.96 $\pm$ 6.9	<b>0.006</b>	0.999	<b>0.024</b>
GF81	9.25 $\pm$ 3.8	9.12 $\pm$ 4.9	10.2 $\pm$ 4.7	0.968	0.166	0.190
Jaspi	13.61 $\pm$ 4.9	11.58 $\pm$ 4.9	11.63 $\pm$ 3.8	<b>0.0005</b>	<b>0.0008</b>	0.996
Montclar	11.31 $\pm$ 3.6	9.98 $\pm$ 3.3	10.59 $\pm$ 3.5	<b>0.0178</b>	0.251	0.478
Myrobolan	10.78 $\pm$ 4.4	8.86 $\pm$ 4.4	9.15 $\pm$ 4.4	<b>0.0002</b>	<b>0.0036</b>	0.870
Nemared	24.71 $\pm$ 7.3	18.25 $\pm$ 9.5	20.9 $\pm$ 7	<b>0.0000000</b>	<b>0.0001</b>	<b>0.019</b>
St Julien	12.28 $\pm$ 6.3	12.46 $\pm$ 7.3	11.11 $\pm$ 6.2	0.9755	0.283	0.328

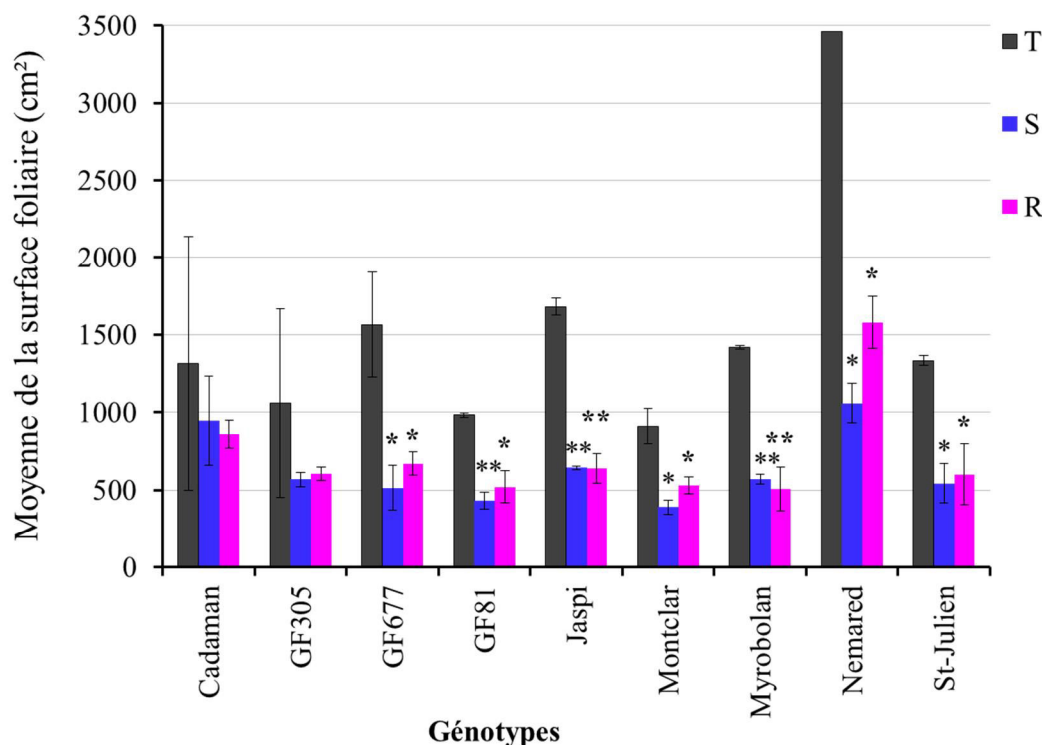
La figure 19 montre comment la surface des feuilles se distribue entre différents traitements et différents génotypes



**Figure 19: Surface moyenne d'une feuille des plantes pour les différents traitements et génotypes.**

Nous avons réalisé une autre analyse en prenant en compte la surface foliaire totale pour chaque plant.

La figure 20 présente la moyenne de la surface foliaire totale pour chaque modalité.



**Figure 20: Moyenne de la surface foliaire des plantes pour les différents traitements et génotypes.**  
(.\*~p<0.05 ; .\*\*~p<0.01)

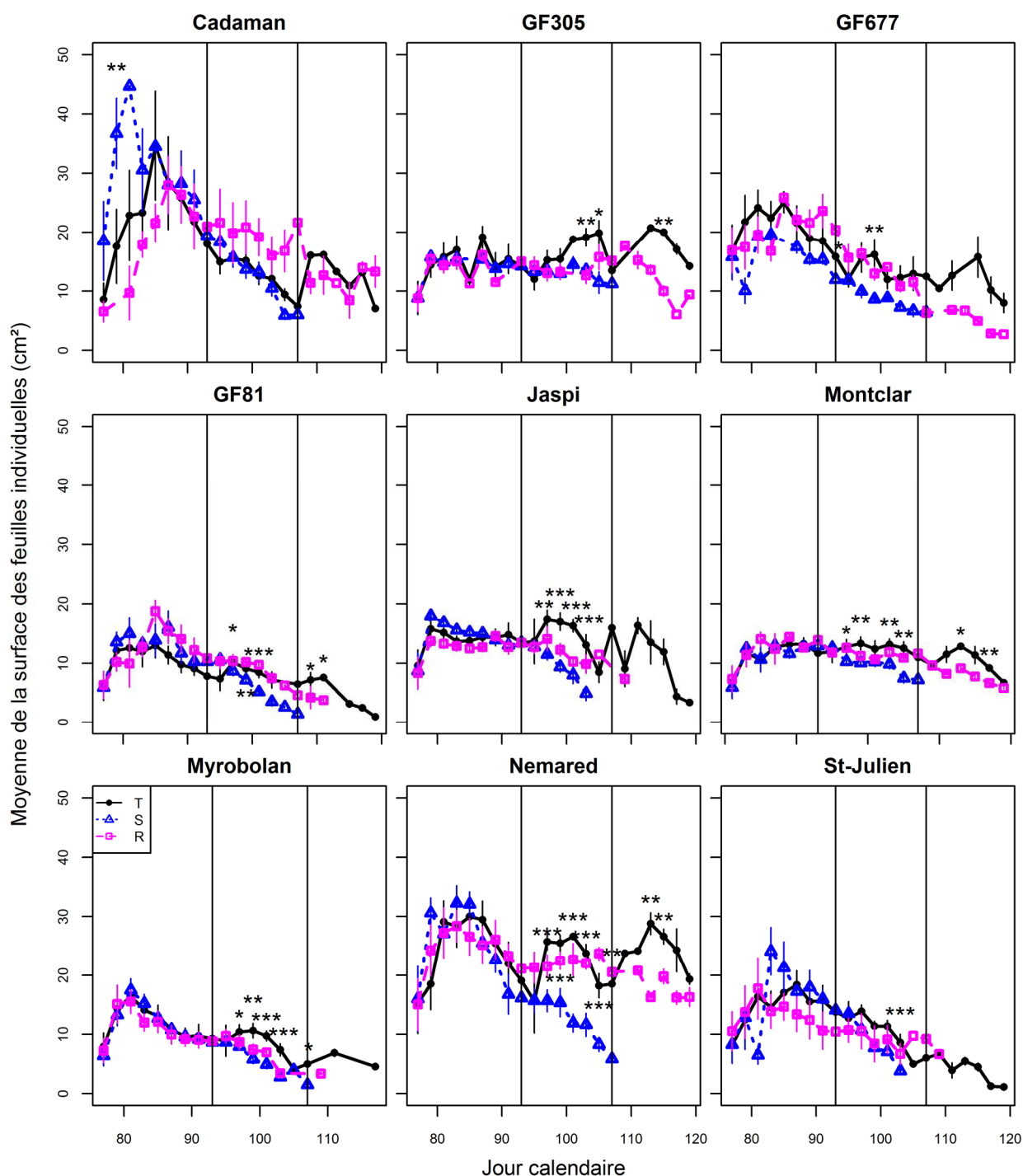
Dans cette analyse nous remarquons des différences significatives entre les plants témoins et les plants stressés pour tous les génotypes sauf Cadaman et GF305. La même observation a été faite entre les plants témoins et les plants recouvrés.

En comparant les analyses précédentes nous avons remarqué que l'effet de la contrainte hydrique sur la surface foliaire totale peut être essentiellement attribué à la diminution de la surface moyenne des feuilles individuelles, comme sur Nemared par exemple. Mais cette interprétation ne s'applique pas sur le génotype GF305. La surface totale de GF305 ne présente aucune différence entre les plants témoins et les plants stressés. Par contre, à l'échelle des feuilles individuelles la surface a bien diminué dans les plants stressés.

Pour cette raison, il nous a paru intéressant d'étudier la dynamique de déploiement des feuilles et la surface de chaque feuille.

Ensuite nous avons calculé la moyenne de la surface de chaque feuille déployée à chaque date pour chaque génotype dans les trois traitements.

La figure 21 représente nos résultats



**Figure 21: Moyenne de la surface des feuilles individuelles en fonction de leur date de déploiement.**

(: \*  $p < 0.05$  ; \*\*  $p < 0.01$  ; \*\*\*  $P < 0.001$ ).

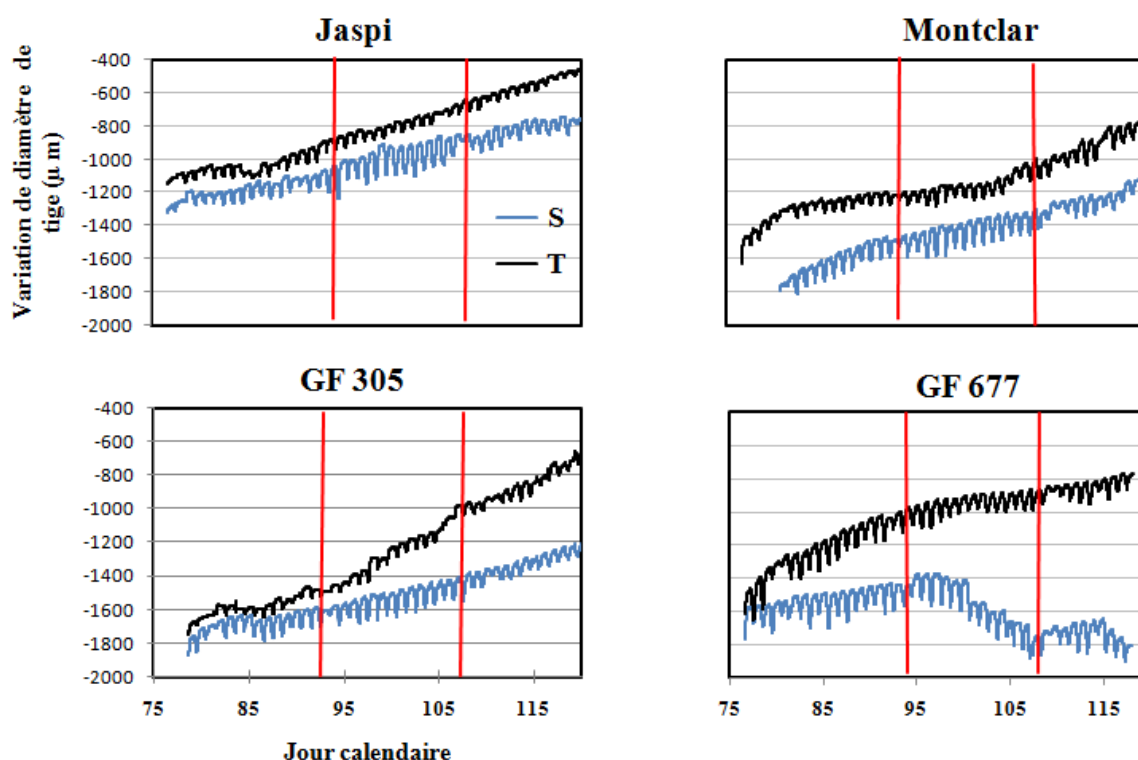
Sur ce graphique (figure 21) nous observons l'absence de différences entre les différentes modalités dans la première période (sauf Cadaman pour une seule date), ce qui est logique car le traitement de la contrainte hydrique a débuté le J93.

Par contre, des différences significatives sont observées dans la deuxième période (J93 à J107) pour tous les génotypes, ce qui signifie que la moyenne de la surface des feuilles déployées sur plant stressé est significativement inférieure à celle d'un plant témoin.

Ces résultats précisent que l'effet de la contrainte hydrique dans notre expérimentation est une diminution de l'expansion des feuilles pendant la période de la contrainte hydrique.

### 3.3.5. Contractions des tiges

Les données enregistrées des micro-variations de diamètre de tige nous ont servi à suivre et vérifier le bon déroulement de l'application de la contrainte hydrique. Certaines difficultés ont été rencontrées lors de l'utilisation de cette méthode. A leur origine les petits diamètres des tiges, ce qui cause, après chaque déplacement des pots pour déterminer la perte en eau, un décollage de l'aiguille sur la tige. Des vérifications journalières ont été effectuées pour assurer le bon fonctionnement des capteurs. Les graphiques obtenus à partir des données enregistrées confirment les résultats des autres mesures, nous avons pris quatre génotypes comme exemple.



**Figure 22: Exemples de courbes de variations de diamètre de tige pour quelques plants appartenant à 4 génotypes différents.**

Les différences entre les courbes dans les points de départ sont liées à l'étalonnage des capteurs, nous sommes intéressés à l'amplitude des contractions, durant période de contrainte hydrique, qui est déterminée sur les graphiques par deux lignes verticales à J 93 et J107, nous observons des contractions plus fortes dans les plants stressés en comparaison avec les plants témoins.

La croissance de la tige des plants stressés est maintenue dans certains génotypes comme GF305, Montclar et Jaspi. Par contre, le génotype GF677 a subi une décroissance de tige pendant la période de contrainte hydrique. Les contractions sont moins fortes pour tous les génotypes pendant la période de recouvrement et on remarque un début d'une reprise de la croissance dans GF677.



## 4. Conclusion générale et perspectives

Les espèces fruitières du genre *Prunus* ont une importance déterminante pour l'économie de la filière fruitière. Les programmes d'amélioration génétique sont en évolution continue pour répondre aux attentes de la filière et proposer de nouvelles variétés et porte-greffes.

La diversité génétique est la base essentielle de ces programmes d'amélioration génétique. Elle représente un réservoir important de variabilité, qui sert à la sélection et à l'introduction de nombreux caractères d'intérêt agronomique dans le nouveau matériel (Govindaraj et al. 2015).

Plusieurs caractéristiques sont souhaitées dans un porte-greffe. La résistance aux différentes contraintes biotiques (maladies, insectes, nématodes.) et abiotiques (contrainte hydrique, salinité) sont parmi les caractéristiques principales d'un porte-greffe. En plus, les principales caractéristiques agronomiques recherchées sont la vigueur, la compatibilité avec le greffon et la facilité de multiplication (Beckman and Lang 2003; Martínez-Gómez et al. 2003; Xiloyannis et al. 2007).

L'évaluation et la caractérisation de la diversité génétique existant pour chacun des traits à améliorer est une étape primordiale. Elles permettent une exploitation optimale de la diversité génétique en identifiant les génotypes porteurs des traits recherchés, pour pouvoir les introduire ensuite dans les processus de l'amélioration génétique (Zanetto et al. 2002).

Dans ce contexte, cette thèse comprend deux volets qui s'inscrivent dans une démarche d'analyse de la diversité génétique pour 2 processus complexes: le premier concerne l'aptitude au bouturage, et l'effet des croisements inter et intra spécifiques sur ce trait, le second porte sur les réponses de certains traits de l'architecture racinaire à la contrainte hydrique.

Dans la première partie nous nous sommes basés sur la classification de Rehder (1940) et les travaux de Watkins (1976) pour pouvoir comparer les différents génotypes. Les résultats obtenus montrent une variabilité génétique importante dans l'aptitude au bouturage. Le sous genre *Amygdalus* a une faible aptitude au bouturage. En effet, les trois groupes d'espèces appartenant à ce sous-genre (*P. persica*, *P. dulcis* et l'hybride *P. persica\*P. dulcis*) ont un faible pourcentage de réussite au bouturage ligneux (0, 10 et 24 % respectivement).

Au contraire, l'aptitude au bouturage dans le sous genre *Prunophora* est nettement meilleure. Cependant, des différences significatives ont été observées entre les différents groupes d'espèces de ce genre. Le groupe d'espèces *P. armeniaca* a la plus faible aptitude au bouturage en comparaison avec d'autres groupes comme *P. cerasifera* et *P. marianna*.

Les jeunes plants issus de bouturage pourraient être classifiés en deux catégories en fonction de leur vigueur : vigoureux d'une part et moyennement vigoureux d'autre part. Les hybrides dont *P. dulcis* est un des deux parents sont vigoureux. Les clones de *P. domestica* et de *P. salicina* sont les plus chétifs pour la croissance végétative et racinaire.

Dans la seconde partie, dans laquelle nous nous sommes focalisés sur les réponses de certains traits de l'architecture racinaire à la contrainte hydrique. Nous avons choisi trois traits qu'on pense être impliqués dans les réponses à la contrainte hydrique : l'élongation, le diamètre, et la ramification.

En complément à ces mesures sur le système racinaire, nous avons mesuré d'autres paramètres physiques et physiologiques comme le potentiel hydrique, la photosynthèse, la conductance stomatique, la transpiration. Ces paramètres nous ont aidé à quantifier la contrainte hydrique effectivement subie par les plants et à caractériser les réponses de la partie aérienne.

L'arrêt de l'arrosage a provoqué un déficit hydrique progressif. Le potentiel hydrique de base et le potentiel hydrique de tige ont significativement baissé chez les plants stressés. Cet indicateur de stress hydrique n'était pas influencé par le génotype, seulement le traitement avait des effets significatifs.

La transpiration totale est aussi un indicateur de déficit hydrique. Elle confirme l'état de déficit hydrique dans tous les génotypes. La réduction de la transpiration journalière chez les plants stressés commence d'être significative après 4 à 6 jours de début de traitement.

Vu que la transpiration totale est influencée par la surface foliaire, un calcul de la transpiration par unité de surface foliaire a été fait. Des différences significatives ont aussi été observées au niveau de la transpiration par une unité de la surface foliaire entre les plants stressés et les témoins, et pour tous les génotypes.

Cette réduction de la transpiration totale a été accompagnée par une réduction de la conductance stomatique, une réduction de la photosynthèse nette, des contractions plus fortes dans les diamètres des tiges, ainsi que par une diminution de la surface des feuilles déployées pendant la phase de déficit hydrique.

Une augmentation du ratio racines/pousses a été observée pour quatre génotypes (GF305, GF677, Montclar et Myrobolan), ce qui signifie une modification dans l'allocation des assimilats vers les racines sous condition de contrainte hydrique.

L'analyse de l'effet de la contrainte hydrique sur l'élongation racinaire a montré une variabilité importante de ce trait au sein de chaque génotype. Une diminution de l'élongation racinaire a été observée pour tous les génotypes sous la contrainte hydrique. Cette réduction était plus importante chez Cadaman (52%) en comparaison avec chez le porte-greffe Myrobolan (7%). L'élongation racinaire a été modulée aussi par l'interaction génotype\*diamètre de la racine.

Le diamètre apical de la racine mère est lui-même influencé par la contrainte hydrique et par le génotype. Les taux de réduction sont différents d'un génotype à une autre, mais généralement les racines ont tendance à être plus fines sous la contrainte hydrique. Dans le même sens, les diamètres des racines latérales deviennent également plus fins sous l'effet de la contrainte hydrique. Les diamètres des latérales sont donc influencés par le diamètre de la racine porteuse, par le génotype et par la contrainte hydrique.

Une réduction de la distance entre les racines latérales a été remarquée sur les racines de plantes stressées. Le diamètre de la racine mère et le génotype ont également un effet significatif sur cette distance.

### *Perspectives :*

Les facteurs génétiques déterminent fortement la capacité à l'enracinement. Cet effet génétique a été démontré pour le bouturage ligneux aux deux niveaux d'analyse : au niveau des sous genres et au niveau des groupes d'espèces.

Plusieurs autres facteurs influencent l'enracinement des boutures. L'âge de bouture (ligneuse, semi ligneuse et herbacée) influence la réussite au bouturage (Hartmann et al. 1997), donc il paraît judicieux de compléter l'étude en testant les différents types de boutures pour sélectionner la plus adaptée à chacun des génotypes. Il peut en effet y avoir une interaction entre le génotype et le type de bouture le plus efficace.

L'utilisation de l'ABA en concentration de 2000 mg/L a été reportée dans plusieurs études pour comparer les génotypes (Nicotra and Damiano 1975; Reighard et al. 1990). D'autres recherches ont essayé de trouver la concentration la plus adaptée à certains génotypes (Exadaktylou et al. 2009; Tsipouridis and Thomidis 2004). Donc traiter les boutures avec deux ou trois concentrations d'auxine nous aiderait à déterminer la concentration la plus adaptée pour favoriser l'enracinement.

Des recherches génétiques approfondies pourraient être poursuivies pour déterminer les régions chromosomiques (QTL) responsables de l'aptitude au bouturage. D'ailleurs ce type d'étude a été réalisé sur d'autres espèces comme Citrus limon, Citrus aurantifolia, Populus et quatre espèces d'Eucalyptus. Elles ont donné des résultats encourageants en identifiant effectivement des QTL associés à l'aptitude au bouturage (Grattapaglia et al. 1995; Siviero et al. 2003; Zhang et al. 2009).

L'étude de la réponse de l'architecture racinaire à la contrainte hydrique pourrait être poursuivie en élargissant la gamme des porte-greffes étudiés. Les porte-greffes d'amandier et les porte-greffes d'abricotier qui seraient bien adaptés aux conditions de la contrainte hydrique, méritent d'être mieux représentés.

Dans cette étude nous avons utilisé des porte-greffes non greffés, mais dans les vergers les porte-greffes sont greffés avec des variétés fruitières. Les recherches sont nombreuses sur l'interaction entre le porte greffe et le greffon (Gonçalves et al. 2005; Iacono et al. 1998; Isaakidis et al. 2004). Une grande partie de ces recherches s'intéresse à l'effet de porte-greffe sur les caractères agronomiques du greffon, en revanche peu ont étudié l'effet de greffon sur le porte-greffe (Harrison et al. 2014). La méthode de greffage réciproque est utilisée pour déterminer l'influence du cultivar porte-greffe et celle du cultivar greffon en prenant en compte l'interaction greffon-porte-greffe. Dans leur expérience sur le pêcher Glenn et Scorza (1992) ont montré que le type de croissance de greffon (vigoureux, nanisant), a une influence sur la densité de la racine par rapport à sa longueur (la longueur des racines dans une unité de volume de sol). Dans le même sens, Tworkoski et Scorza (2001) ont trouvé que les racines latérales sont plus nombreuses et plus longues quand le greffon utilisé est de type de croissance compacte.

Donc, un autre type de matériel végétal aurait pu être utilisé dans notre étude. En effet, il pourrait être intéressant de tester la réponse de l'architecture racinaire à la contrainte hydrique des plants greffés et des plants non greffés.

Durant cette expérience nous avons réalisé différentes mesures morphologiques et physiologiques sur la partie aérienne. Ces modifications morphologiques et physiologiques, sont étroitement associées aux modifications biochimiques. Différents processus biochimiques jouent un rôle important dans le signal et la régulation des réponses au déficit hydrique, le contrôle de la régulation stomatique par exemple fait intervenir la turgescence cellulaire mais également des messagers racinaires, comme l'acide abscissique (ABA). En plus, et grâce à l'accumulation active de certaines composantes biochimiques dans le cytoplasme, la turgescence des cellules est maintenue ce qui assure les processus physiologiques et minimise les effets nuisibles de la contrainte hydrique (Hsiao et al. 1976; Turner et al. 2007). La nature de ces composantes pourrait être des ions inorganiques comme le calcium, le potassium, et des composés organiques comme des sucres solubles, de la proline, des acides aminés et des acides organiques (Patakas et al. 2002).

Nous n'avons pas quantifié ces modifications biochimiques au cours de cette expérience, donc une autre perspective que l'on peut envisager est bien évidemment d'évaluer l'effet de la contrainte

hydrique sur différents processus biochimiques en quantifiant les variations de l'acide abscissique, de proline et des sucres. Cette approche biochimique constituerait un complément aux approches morphologiques et physiologiques effectués dans cette expérimentation.

En conclusion, de nombreuses données, assez exploratoires, ont été collectées et permettront de concevoir de nouvelles expériences. Les résultats sur les réponses de l'architecture racinaire des porte-greffes Prunus à la contrainte hydrique sont importants dans la mesure où ils permettent de dresser un premier schéma des réponses au niveau de système racinaire. Ces résultats permettront de mieux comprendre l'adaptation des porte-greffes Prunus à la contrainte hydrique.

## 5. Références

- Ahkami AH, Lischewski S, Haensch K-T, Porfirova S, Hofmann J, Rolletschek H, Melzer M, Franken P, Hause B, Druge U, Hajirezaei MR (2009) Molecular physiology of adventitious root formation in *Petunia hybrida* cuttings: involvement of wound response and primary metabolism. *New Phytol.* 181:613-625.
- Al-Salem MM, Karam NS (2001) Auxin, wounding, and propagation medium affect rooting response of stem cuttings of *Arbutus andrachne*. *HortScience.* 36:976-978.
- Alberte RS, Thornber JP (1977) Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiol.* 59:351-353.
- Aloni R (1995) The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin. In: Davies P (ed) *Plant Hormones*. Springer, Netherlands, pp 531-546.
- Amador ML, Sancho S, Rubio-Cabetas MJ (2009) Biochemical and molecular aspects involved in waterlogging tolerance in *Prunus* rootstocks. *Acta Hort.* 814:715-720.
- Amigues JP, Debaeke P, Itier B, Lemaire G, Seguin B, Tardieu F, Thomas A (2006) Sécheresse et agriculture: Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, INRA (Paris)
- Andersen PC, Lombard PB, Westwood MN (1984) Leaf conductance, growth, and survival of willow and deciduous fruit tree species under flooded soil conditions. *J Am Soc Hortic Sci.* 109:132-138.
- Andreu P, Arbeloa A, Lorente P, Marín JA (2011) Early detection of salt stress tolerance of *Prunus* rootstocks by excised root culture. *HortScience.* 46:80-85.
- Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM (2011) Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J Exp Bot.* 13:43-57.
- Asch F, Dingkuhn M, Sow A, Audebert A (2005) Drought-induced changes in rooting patterns and assimilate partitioning between root and shoot in upland rice. *Field Crops Res.* 93:223-236.
- Asseng S, Ritchie JT, Smucker AJM, Robertson MJ (1998) Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat. *Plant Soil.* 201:265-273.
- Bañón S, Fernandez JA, Franco JA, Torrecillas A, Alarcón JJ, Sánchez-Blanco MJ (2004) Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relations and morphological and anatomical changes of *Lotus creticus* plants. *Sci Hortic.* 101:333-342.
- Bate-Smith EC (1961) Chromatography and taxonomy in the Rosaceae, with special reference to *Potentilla* and *Prunus*. *J Linn Soc Bot.* 58:39-54.
- Beckman TG, Lang GA (2003) Rootstock breeding for stone fruits. *Acta Hort.* 622:531-551.
- Beckman TG, Okie WR (1992) Rootstock affect bloom date and fruit maturation of 'Redhaven' peach. *J Am Soc Hortic Sci.* 117:377-379.
- Bengough AG, McKenzie BM, Hallett PD, Valentine TA (2011) Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *J Exp Bot.* 62:59-68.
- Benjamins R, Scheres B (2008) Auxin: The looping star in plant development. *Annu Rev Plant Biol.* 59:443-465.
- Berman ME, DeJong TM (1996) Water stress and crop load effects on fruit fresh and dry weights in peach (*Prunus persica*). *Tree Physiol.* 16:859-864.
- Blakesley D, Weston GD, Hall JF (1991) The role of endogenous auxin in root initiation. *Plant Growth Regul.* 10:341-353.
- Blum A, Johnson JW (1993) Wheat cultivars respond differently to a drying top soil and a possible non-hydraulic root signal. *J Exp Bot.* 44:1149-1153.
- Bois JF, Couchat P (1983) Comparison of the effects of water stress on the root systems of two cultivars of upland rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot.* 52:479-487.
- Bortiri E, Heuvel BV, Potter D (2006) Phylogenetic analysis of morphology in *Prunus* reveals extensive homoplasy. *Plant Syst Evol.* 259:53-71.
- Bosabalidis AM, Kofidis G (2002) Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Sci.* 163:375-379.
- Bota J, Medrano H, Flexas J (2004) Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?. *New Phytol.* 162:671-681.
- Boyer JS (1982) Plant productivity and environment. *Science.* 218:443-448.
- Bradford KJ, Hsiao TC (1982) Physiological responses to moderate water stress. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Physiological plant ecology*. Springer, Berlin, pp 263-324.
- Brady SM, Orlando DA, Lee J-Y, Wang JY, Koch J, Dinneny JR, Mace D, Ohler U, Benfey PN (2007) A high-resolution root spatiotemporal map reveals dominant expression patterns. *Science.* 318:801-806.
- Bray EA (1997) Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* 2:48-54.

- Brestic M, Cornic G, Freyer M, Baker N (1995) Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in french bean leaves from photoinhibition during drought stress?. *Planta*. 196:450-457.
- Brix H (1962) The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol Plant*. 15:10-20.
- Brondani GE, Wendling I, Brondani AE, Araujo MA, Silva ALL, Gonçalves AN (2012) Dynamics of adventitious rooting in mini-cuttings of *Eucalyptus benthamii* x *Eucalyptus dunnii*. *Acta Sci Agron*. 34:169-178.
- Busov V, Johannes E, Whetten R, Sederoff R, Spiker S, Lanz-Garcia C, Goldfarb B (2004) An auxin-inducible gene from loblolly pine (*Pinus taeda* L.) is differentially expressed in mature and juvenile-phase shoots and encodes a putative transmembrane protein. *Planta*. 218:916-927.
- Cahn MD, Zobel RW, Bouldin DR (1989) Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant Soil*. 119:271-279.
- Cambra R (1990) :Adafuel~, an almond x peach hybrid rootstock. *HortScience*. 25:584.
- Canli FA, Bozkurt S (2009) Effects of indolebutyric acid on adventitious root formation from semi-hardwood cuttings of :Sarierik~ plum. *JABS*. 3:45-48.
- Caruso T, Giovannini D, Liverani A (1996) Rootstock influences the fruit mineral, sugar and organic acid content of a very early ripening peach cultivar. *J Hort Sci Biotechnol*. 71:931-937.
- Caruso T, Inglese P, Sidari M, Sottile F (1997) Rootstock influences seasonal dry matter and carbohydrate content and partitioning in above-ground components of 'Flordaprince' peach trees. *J Am Soc Hortic Sci*. 122:673-679.
- Casas AM, Igartua E, Balaguer G, Moreno MÁ (1999) Genetic diversity of *Prunus* rootstocks analyzed by RAPD markers. *Euphytica*. 110:139-149.
- Cattivelli L, Rizza F, Badeck F-W, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Marè C, Tondelli A, Stanca AM (2008) Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Res*. 105:1-14.
- Cavatte PC, Martins SCV, Morais LE, Silva PEM, DaMatta FM. 2012. The physiology of abiotic stress. In Fritsche-Neto R, Borém A. (eds) *Plant breeding for abiotic stress*. Springer, Berlin, pp 31-51.
- Chartzoulakis K, Noitsakis B, Therios I (1993) Photosynthesis, plant growth and dry matter distribution in kiwifruit as influenced by water deficits. *Irrig Sci*. 14:1-5.
- Chaves MM, Oliveira MM (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *J Exp Bot*. 55:2365-2384.
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP, Osorio ML, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C (2002) How plants cope with water stress in the field? photosynthesis and growth. *Ann Bot*. 89:907-916.
- Christov C, Koleva A (1995) Stimulation of root initiation in hardwood sweet and sour cherry rootstocks (*Prunus mahaleb* L.). *Bulg J Plant Physiol*. 21:68-72.
- Claverie M, Dirlwanger E, Bosselut N, Van Ghelder C, Voisin R, Kleinhentz M, Lafargue B, Abad P, Rosso M-N, Chalhoub B, Esmenjaud D (2011) The Ma gene for complete-spectrum resistance to *Meloidogyne* species in *Prunus* is a TNL with a huge repeated C-terminal post-LRR region. *Plant Physiol*. 156:779-792.
- Cochard H, Bréda N, Granier A (1996) Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism?. *Ann For Sci*. 53:197-206.
- Comas LH, Becker SR, Cruz VM, Byrne PF, Dierig DA (2013) Root traits contributing to plant productivity under drought. *Front Plant Sci*. 4:442.
- Comstock JP (2002) Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *J Exp Bot*. 53:195-200.
- Cornic G, Fresneau C (2002) Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Ann Bot*. 89:887-894.
- Cornic G, Massacci A (1996) Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker NR (ed) *Photosynthesis and the environment*. Springer, Netherlands, pp 347-366.
- Crane JH (2004) Selected cultural techniques to improve production de some subtropical and tropical fruit crops. *Acta Hort*. 632:179-187.
- Crane MB, Lawrence WJC (1934) *The genetics of garden plants*. MacMillan and Co., London, United Kingdom.
- Cristofori V, Roupheal Y, Rugini E (2010) Collection time, cutting age, IBA and putrescine effects on root formation in *Corylus avellana* L. cuttings. *Sci Hortic*. 124:189-194.
- da Costa CT, de Almeida MR, Ruedell CM, Schwambach J, Maraschin FS, Fett-Neto AG (2013) When stress and development go hand in hand: main hormonal controls of adventitious rooting in cuttings. *Front Plant Sci*. 4:133.
- Dag A, Erel R, Ben-Gal A, Zipori I, Yermiyahu U (2012) The effect of olive tree stock plant nutritional status on propagation rates. *HortScience*. 47:307-310.

- Davies PJ (2010) Regulatory factors in hormone action: level, location and signal transduction. In: Davies PJ (ed) *Plant Hormones*. Springer, Netherlands, pp 16-35.
- De Klerk GJ, Van Der Krieken W, De Jong JC (1999) The formation of adventitious roots: new concepts, new possibilities. *In Vitro Cell Dev Biol Plant*. 35:189-199.
- Demmig-Adams B, Adams WW (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 43:599-626.
- DeWald SG, Sherman WB (1987) Peach and nectarine breeding in Florida. *Acta Hort*. 199:73-75.
- Dietrich P, Sanders D, Hedrich R (2001) The role of ion channels in light-dependent stomatal opening. *J Exp Bot*. 52:1959-1967.
- Dodd LC (2003) Hormonal interactions and stomatal responses. *J Plant Growth Regul*. 22:32-46.
- Du Y-C, Kawamitsu Y, Nose A, Hiyane S, Murayama S, Wasano K, Uchida Y (1996) Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzymes in leaves of Sugarcane (*Saccharum* Sp.). *Funct Plant Biol*. 23:719-726.
- Dumas Y, Dadomo M, Di Lucca G, Grolier P (2003) Effects of environmental factors and agricultural techniques on antioxidant content of tomatoes. *J Sci Food Agric*. 83:369-382.
- Duval H (2015) Use of *Prunus* genetic diversity for peach rootstock. *Acta Hort*. 1084:277-282.
- Duval H, Hoerter M, Polidori J, Confolent C, Masse M, Moretti A, Van Ghelder C, Esmenjaud D (2014) High-resolution mapping of the RMia gene for resistance to root-knot nematodes in peach. *Tree Genet Genomes*. 10:297-306.
- El-Motaïum R, Hu H, Brown PH (1994) The relative tolerance of six *Prunus* rootstocks to boron and salinity. *J Am Soc Hortic Sci*. 119:1169-1175.
- Erez A, Yablowitz Z (1981) Rooting of peach hardwood cuttings for the meadow orchard. *Sci Hortic*. 15:137-144.
- Erice G, Louahia S, Irigoyen JJ, Sanchez-Diaz M, Avice J-C (2010) Biomass partitioning, morphology and water status of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *J Plant Physiol*. 167:114-120.
- Escalona JM, Flexas J, Medrano H (1999) Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Funct Plant Biol*. 26:421-433.
- Exadaktylou E, Thomidis T, Grout B, Zakynthinos G, Tsiouridis C (2009a) Methods to improve the rooting of hardwood cuttings of the 'Gisela 5' cherry rootstock. *HortTechnology*. 19:254-259.
- Fang L, Dan L, RuiLing Z (2010) Effects of different plant growth promoters on the rooting of hardwood cuttings of *Prunus mume* 'Meiren'. *J Jiangsu For Sci Technol*. 37:22-25.
- FAOSTA. Statistics Filters / Production / Cultures. <http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>.
- Farooq M, Hussain M, Wahid A, Siddique KHM (2012) Drought stress in plants: An overview. In: Aroca R (ed) *Plant responses to drought stress*. Springer Berlin Heidelberg, pp 1-33.
- Faust M, Timon B, Surányi D, Nyujtó F, Gradziel TM (2011) Origin and dissemination of *Prunus* crops: peach, cherry, apricot, plum, almond Ed. Janick J. ISHS, Gent-Oostakker, Belgium, p 246.
- Fernández i Martí A, Alonso J.M., Kodad O., R. SiC. 2010. A possible activation of the Sf allele in almond. In XIV GREMPA Meeting on Pistachios and Almonds Ed. G. Z. CIHEAM, Athens, Greece, pp 95-100.
- Fitter AH (1987) An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New phytol*. 106:61-77.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M (2006a) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol Plant*. 127:343-352.
- Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD (2004) Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C(3) plants. *Plant Biol*. 6:269-79.
- Flexas J, Medrano H (2002) Drought-inhibition of Photosynthesis in C3 Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. *Ann Bot*. 89:183-189.
- Flexas J, Ribas-Carbo M, Bota J, Galmes J, Henkle M, Martinez-Canellas S, Medrano H (2006b) Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO<sub>2</sub> concentration. *New Phytol*. 172:73-82.
- Foy CD (1992) Soil chemical factors limiting plant root growth. In: Hatfield JL, Stewart BA (eds) *Limitations to plant root growth*. Springer New York, pp 97-149.
- Gainza F, Opazo I, Guajardo V, Meza P, Ortiz M, Pinochet J, Muñoz C (2015) Rootstock breeding in *Prunus* species: Ongoing efforts and new challenges. *Chil j agric res*. 75:6-16.
- Galmés J, Ribas-Carbó M, Medrano H, Flexas J (2011) Rubisco activity in Mediterranean species is regulated by the chloroplastic CO<sub>2</sub> concentration under water stress. *J Exp Bot*. 62:653-665.
- García Brunton J, Rincón L, Sáez J (2004) The response of 'Catherine' cultivar peach trees grafted on sixteen rootstocks under four irrigation levels. *Acta Hort*. 658:145-150.

- Gilmore AM (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiol Plant*. 99:197-209.
- Girouard RM (1967) Initiation and development of adventitious roots in stem cuttings of *Hedera helix* : anatomical studies of the mature growth phase. *Can J Bot*. 45:1883-1886.
- Gislerod HR (1983) Physical conditions of propagation media and their influence on the rooting of cuttings. *Plant Soil*. 75:1-14.
- Glenn DM, Scorza R (1992) Reciprocal grafts of standard and dwarf peach alter dry-matter partitioning and root physiology. *HortScience*. 27:241-243.
- Gonçalves B, Moutinho-Pereira J, Santos A, Silva AP, Bacelar E, Correia C, Rosa E (2005) Scion-rootstock interaction affects the physiology and fruit quality of sweet cherry. *Tree Physiol*. 26:93-104.
- Gonzalo MJ, Dirlwanger E, Moreno MÁ, Gogorcena Y (2012) Genetic analysis of iron chlorosis tolerance in *Prunus* rootstocks. *Tree Genet Genomes*. 8: 943-955.
- Govindaraj M, Vetriventhan M, Srinivasan M (2015) Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances: An overview of its analytical perspectives. *Genet Res Int*. 2015:1-14.
- Gowing DJG, Davies WJ, Jones HG (1990) A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus x domestica* Borkh. *J Exp Bot*. 41:1535-1540.
- Grassi G, Magnani F (2005) Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant Cell Environ*. 28:834-849.
- Grattan SR, Grieve CM (1998) Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. *Sci Hortic*. 78:127-157.
- Grattapaglia D, Bertolucci FL, Sederoff RR (1995) Genetic mapping of QTLs controlling vegetative propagation in *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross strategy and RAPD markers. *Theor Appl Genet*. 90:933-947.
- Greenway H, Munns R (1980) Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu Rev Plant Physiol*. 31:149-190.
- Grisez TJ, Barbour JR, Karrfalt RP (2008) Rosaceae-Rose family. In: Bonner FT, Karrfalt RP (eds) *The Woody Plant Seed Manual*. Department of Agriculture, Forest Service, United States, pp 875-890.
- Halász J, Hegedűs A, Hermán R, Stefanovits-Bányai É, Pedryc A (2005) New self-incompatibility alleles in apricot (*Prunus armeniaca* L.) revealed by stylar ribonuclease assay and S-PCR analysis. *Euphytica*. 145:57-66.
- Hansen J (1989) Influence of cutting position and temperature during rooting on adventitious root formation and axillary bud break of *Stephanotis floribunda*. *Sci Hortic*. 40:345-354.
- Harrison N, Barber-Perez N, Pennington B, Cascant-Lopez E, Gregory PJ. 2014. Root system architecture in reciprocal grafts of apple rootstock-scion combinations. In XXIX International Horticultural Congress: IHC2014 Ed. ISHS, Brisbane, Australia.
- Hartmann HT, Kester DE, Davies F, Geneve R. 1997. *Plant propagation: principles and practices*. Prentice Hall, New Jersey, United States.
- Hedrick UP (1917) *The peaches of New York*. Albany, J. B. Lyon Company, printers, New York, United States.
- Hill K, Porco S, Lobet G, Zappala S, Mooney S, Draye X, Bennett MJ (2013) Root systems biology: integrative modeling across scales, from gene regulatory networks to the rhizosphere. *Plant Physiol*. 163:1487-1503.
- Hodge A (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol*. 162:9-24.
- Hoecker N, Keller B, Piepho H-P, Hochholdinger F (2006) Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theor Appl Genet*. 112:421-429.
- Howard BH, Harrison-Murray RS, Mackenzie KAD (1984) Rooting responses to wounding winter cuttings of M.26 apple rootstock. *J Hortic Sci Biotechnol*. 59:131-139.
- Hsiao TC (1973) Plant responses to water stress. *Annu Rev Plant Physiol*. 24:519-570.
- Hsiao TC, Acevedo E, Fereres E, Henderson DW (1976) Water Stress, growth, and osmotic adjustment. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 273:479-500.
- Hsiao TC, Xu L-K (2000) Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *J Exp Bot*. 51:1595-1616.
- Husen A, Pal M (2006) Variation in shoot anatomy and rooting behaviour of stem cuttings in relation to age of donor plants in Teak (*Tectona grandis* Linn. f.). *New Forest*. 31:57-73.
- Iacono F, Buccella A, Peterlunger E (1998) Water stress and rootstock influence on leaf gas exchange of grafted and ungrafted grapevines. *Sci Hortic*. 75:27-39.
- Iezzoni AF (2008) Cherries. In: Hancock J (ed) *Temperate Fruit Crop Breeding*. Springer Netherlands, pp 151-176.
- Ikinci A, Bolat I, Ercisli S, Kodad O (2014) Influence of rootstocks on growth, yield, fruit quality and leaf mineral element contents of pear cv. 'Santa Maria' in semi-arid conditions. *Biol Res*. 47:1-8.
- Isaakidis A, Sotiropoulos T, Almaliotis D, Therios I, Stylianidis D (2004) Response to severe water stress of the almond (*Prunus amygdalus*) 'Ferragnès' grafted on eight rootstocks. *N Z J Crop Hortic Sci*. 32 355-362.



- Jiménez S, Pinochet J, Abadía A, Moreno MÁ, Gogorcena Y (2008) Tolerance response to iron chlorosis of *Prunus* selections as rootstocks. *HortScience*. 43:304-309.
- Jiménez S, Pinochet J, Gogorcena Y, Betrán JA, Moreno MÁ (2007) Influence of different vigour cherry rootstocks on leaves and shoots mineral composition. *Sci Hortic*. 112:73-79.
- Kim T-H, Böhmer M, Hu H, Nishimura N, Schroeder JI (2010) Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> signaling. *Annu Rev Plant Biol*. 61:561-591.
- Kinoshita T, Nishimura M, Shimazaki K (1995) Cytosolic concentration of Ca<sup>2+</sup> regulates the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in guard cells of fava bean. *Plant Cell*. 7:1333-1342.
- Klerk G-JD, Keppel M, Brugge JT, Meekes H (1995) Timing of the phases in adventitious root formation in apple microcuttings. *J Exp Bot*. 46:965-972.
- Konings A (1995) Gravitropism of roots: an evaluation of progress during the last three decades. *Bot Acta*. 44:195-223.
- Kozlowski TT (1997) Response of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol Monograph*. 1:1-29.
- Kramer EM, Bennett MJ (2006) Auxin transport: a field in flux. *Trends Plant Sci*. 11:382-386.
- Lebon E, Pellegrino A, Louarn G, Lecoer J (2006) Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Ann Bot*. 98:175-85.
- Ledbetter CA (2008) Apricots. In: Hancock JF (ed) *Temperate Fruit Crop Breeding*. Springer Netherlands, pp 39-82.
- Lee S, Wen J (2001) A phylogenetic analysis of *Prunus* and the *Amygdaloideae* (*Rosaceae*) using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Am J Bot*. 88:150-160.
- Lersten NR, Horner HT (2000) Calcium oxalate crystal types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (*Rosaceae: Prunoideae*). *Plant Syst Evol*. 224:83-96.
- Li R-h, Guo P-g, Michael B, Stefania G, Salvatore C (2006) Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agric Sci China*. 5:751-757.
- Li SH, Huguot JG, Schoch PG, Orlando P (1989) Responses of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. *J Hortic Sci*. 64:541-552.
- Li W, Zhang S, Shan L, Eneji AE (2011) Changes in root characteristics, gas exchange and water use efficiency following water stress and rehydration of Alfalfa and Sorghum *AJCS* 5:1521-1532.
- Liang BM, Sharp RE, Baskin TI (1997) Regulation of growth anisotropy in well-watered and water-stressed maize roots (I. spatial distribution of longitudinal, radial, and tangential expansion rates). *Plant Physiol*. 115:101-111.
- Liao CT, Lin CH (2001) Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proc Natl Sci Coun Repub China ROC(B)*. 25:148-157.
- Liu C, Liu Y, Guo K, Fan D, Li G, Zheng Y, Yu L, Yang R (2011) Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environ Exp Bot*. 71:174-183.
- Loach K (1991) Environmental conditions for rooting cuttings: importance, measurement and control. *Acta Hort*. 314:233-242.
- Lopez-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L (2003) The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr Opin Plant Biol*. 6:280-287.
- Ludwig-Müller J, Epstein E (1991) Occurrence and in vivo biosynthesis of indole-3-butyric acid in corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol*. 97:765-770.
- Lynch J (1995) Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol*. 109:7-13.
- Lynch J, Marschner P, Rengel Z (2012) Effect of internal and external factors on root growth and development. In: Marschner P (ed) *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, San Diego, pp 331-346.
- Mackenzie KAD, Howard BH, Harrison-Murray RS (1986) The Anatomical relationship between cambial regeneration and root initiation in wounded winter cuttings of the apple rootstock M.26. *Ann Botany*. 58:649-661.
- Mafakheri A, Siosemardeh A, Bahramnejad B, Struik PC, Sohrabi Y (2010) Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Aust J Crop Sci*. 4:580-585.
- Makouanzi G, Bouvet J-M, Denis M, Saya A, Mankessi F, Vigneron P (2014) Assessing the additive and dominance genetic effects of vegetative propagation ability in *Eucalyptus*: influence of modeling on genetic gain. *Tree Genet Genomes*. 10:1243-1256.
- Malamy JE (2005) Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment*. 28:67-77.
- Mansfield TA, Freer-Smith PH (1984) The role of stomata in resistance mechanisms. In: KoziooMJ, Whatley FR (eds) *Gaseous Air Pollutants and Plant Metabolism*. Butterworth-Heinemann, pp 131-146.
- Marques CM, Brondani RPV, Grattapaglia D, Sederoff R (2002) Conservation and synteny of SSR loci and QTLs for vegetative propagation in four *Eucalyptus* species. *Theor Appl Genet*. 105:474-478.

- Martínez-Gómez P, Sozzi GO, Sánchez-Pérez R, Rubio M, Gradziel TM (2003) New approaches to *Prunus* tree crop breeding. *J Food Agric Environ.* 1:52-63.
- Massacci A, Battistelli A, Loreto F (1996) Effect of drought stress on photosynthetic characteristics, growth and sugar accumulation of field-grown sweet sorghum. *Funct Plant Biol.* 23:331-340.
- Materechera SA, Alston AM, Kirby JM, Dexter AR (1992) Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. *Plant Soil.* 144:297-303.
- Mathers HM, Lowe SB, Scagel C, Struve DK, Case LT (2007) Abiotic factors influencing root growth of woody nursery plants in containers. *HortTechnology.* 17:151-162.
- Mayoral M, Atsmon D, Shimshi D, Gromet-Elhanan Z (1981) Effect of water stress on enzyme activities in wheat and related wild species: carboxylase activity, electron transport and photophosphorylation in isolated chloroplasts. *Funct Plant Biol.* 8:385-393.
- McClure B, Franklin-Tong V (2006) Gametophytic self-incompatibility: understanding the cellular mechanisms involved in 'self' pollen tube inhibition. *Planta.* 224:233-245.
- Medici LO, Azevedo RA, Canellas LP, Machado AT, Pimentel C (2007) Stomatal conductance of maize under water and nitrogen deficits. *Pesq Agropec Bras.* 42:599-601.
- Mehlenbacher SA, Cociu V, Hough F (1991) Apricots (*Prunus*). In: Moore JN, Ballington Jr JR (eds) Genetic resources of temperate fruit and nut crops. ISHS, Netherlands, pp 65-110.
- Metcalfe JC, Davies WJ, Pereira JS (1990) Leaf growth of *Eucalyptus globulus* seedlings under water deficit. *Tree Physiology.* 6:221-227.
- Milligan BG, Leebens-Mack J, Strand AE (1994) Conservation genetics: beyond the maintenance of marker diversity. *Mol Ecol.* 3:423-435.
- Ministry of agriculture and agrarian reform of Syria. 2013. Annual agricultural statistical. Ministry of agriculture and agrarian reform, Damas.
- Mitchell JH, Siamhan D, Wamala MH, Risimeri JB, Chinyamakobvu E, Henderson SA, Fukai S (1998) The use of seedling leaf death score for evaluation of drought resistance of rice. *Field Crops Res.* 55:129-139.
- Munné-Bosch S, Alegre L (2004) Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Funct Plant Biol.* 31:203-216.
- Munné-Bosch S, Penuelas J (2003) Photo- and antioxidative protection during summer leaf senescence in *pistacia lentiscus* L. grown under mediterranean field conditions. *Ann Bot.* 92:385-391.
- Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment.* 25:239-250.
- Nahar K, Gretzmacher R (2011) Response of shoot and root development of seven tomato cultivars in hydroponic system under water stress. *Academic Journal of Plant Sciences.* 4:57-63.
- Nicotra A, Damiano C (1975) Rooting trial of several peach and plum varieties by hardwood cuttings *Acta Hort.* 54:63-70.
- Nicotra A, Pellegrini M. 1989. Almond rootstock breeding for easy propagation. In Séminaire du GREMPA sur les portes-greffes de l'amanier Eds. Felipe AJ, Socias R. CIHEAM, Saragoza, Spain, pp 51-60.
- Normanly J (2010) Approaching cellular and molecular resolution of auxin biosynthesis and metabolism. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 2:1-17.
- Nyújtó F (1968) Influence des porte-greffes et celle des intermédiaires sur la variété *Acta Hort.* 11:363-364.
- Oliveira APd, Nienow AA, Calvete EdO (2003) Rooting potential capacity of peach tree cultivars of semi-hardwood and hardwood cuttings treated with IBA. *Rev Bras Frutic [online].* 25 :282-285.
- Capacidade de enraizamento de estacas semilenhosas e lenhosas de cultivares de pessegueiro tratadas com AIB. *Rev Bras Frutic.* 25:282-285.
- Olmo M, Lopez-Iglesias B, Villar R (2014) Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate. *Plant Soil.* 384: 113-129.
- Olmstead JW, Whiting MD, Ophardt D, Oraguzie NC (2011) :PC7146-8~ (Benton) sweet cherry. *HortScience.* 46:121-122.
- Pace PF, Cralle HT, El-Halawany SHM, Cothren JT, Senseman SA (1999) Drought-induced changes in shoot and root growth of young cotton plants. *J Cotton Sci.* 3:183-187.
- Pacurar DI, Perrone I, Bellini C (2014) Auxin is a central player in the hormone cross-talks that control adventitious rooting. *Physiol Plant.* 151:83-96.
- Pagès L. 1988. Morphogenese racinaire: Aspects particuliers chez les arbres. In 8ème Colloque sur les recherches fruitières Ed. CTIFL. INRA-CTFL, Bordeaux, France, pp 81-92.
- Pagès L (1995) Growth patterns of the lateral roots of young Oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter. *New Phytol.* 130:503-509.
- Pagès L, Serra V, Draye X, Doussan C, Pierret A (2010) Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip. *Plant Soil.* 328:35-44.
- Pagès L (2014) Branching patterns of root systems: quantitative analysis of the diversity among dicotyledonous species. *Ann Bot.* 114:591-598.

- Pandey S, Zhang W, Assmann SM (2007) Roles of ion channels and transporters in guard cell signal transduction. *FEBS Lett.* 581:2325-2336.
- Parida AK, Das AB (2005) Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol Environ Saf.* 60:324-349.
- Passioura J (2006) Increasing crop productivity when water is scarce - from breeding to field management. *Agric Water Manage.* 80:176-196.
- Patakas A, Nikolaou N, Zioziou E, Radoglou K, Noitsakis B (2002) The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Sci.* 163:361-367.
- Peer KR, Greenwood MS (2001) Maturation, topophysis and other factors in relation to rooting in *Larix*. *Tree Physiol.* 21:267-272.
- Pop TI, Pamfil D, Bellini C (2011) Auxin control in the formation of adventitious roots. *Not Bot Horti Agrobot Cluj-Na.* 39:307-316.
- Pregitzer KS, Laskowski MJ, Burton AJ, Lessard VC, Zak DR (1998) Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiol.* 18:665-670.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ranney TG (1994) Differential tolerance of eleven *Prunus* taxa to root zone flooding. *J Environ Hort.* 12:138-141.
- Rehder A (1940) Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America: exclusive of the subtropical and warmer temperate regions, The Macmillan Company edn. The MacMillan company, New York, United States.
- Reighard GL, Cain DW, Newall WC (1990) Rooting and survival potential of hardwood cuttings of 406 species, cultivars, and hybrids of *Prunus*. *HortScience.* 25:517-518.
- Reighard GL, Loreti F (2008) Rootstock development. In: Layne DR, Bassi D (eds) *The peach: botany, production and uses*. CAB International, Wallingford, pp 193-215.
- Rewald B, Shelef O, Ephrath J, Rachmilevitch S (2013) Adaptive plasticity of salt-stressed root systems. In: Ahmad P, Azooz MM, Prasad MNV (eds) *Ecophysiology and responses of plants under salt stress*. Springer New York, pp 169-201.
- Reynders S, Salesses G (1990) Study on the genetic relationships within the subgenus *Prunophora*. Restriction maps of the ribosomal genes in *P. cerasifera* and *P. spinosa*. *Acta Hort.* 283:13-26.
- Rieger M, Duemmel MJ (1992) Comparison of drought resistance among *Prunus* species from divergent habitats. *Tree Physiol.* 11:369-380.
- Robertson KR (1974) The genera of the *Rosaceae* in southeastern United States. *J Arnold Arbor.* 55:611-662.
- Rombough L, Swain RB (2002) *The grape grower: a guide to organic viticulture*. Chelsea Green Publishing, Vermont, United States.
- Salesses G, Dirlwanger E, Bonnet A, Lecouls AC, Esmenjaud D (1998) Interspecific hybridation and rootstock breeding for peach. *Acta Hort.* 465:209-218.
- Salleo S, Nardini A, Pitt F, Gullo MAL (2000) Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell Environ.* 23:71-79.
- Sandor G, Vegvari G, Bartucz A (2009) The effect of IBA treatments on the adventitious root formation on 'Myrobalan B' hardwood cuttings. *Kertgazdasag.* 41:53-58.
- Sarker BC, Karmoker J, Rashid P (2010) Effects of phosphorus deficiency on anatomical structures in maize (*Zea mays* L.). *Bangladesh Journal of Botany.* 39:4.
- Sauer M, Robert S, Kleine-Vehn J (2013) Auxin: simply complicated. *J Exp Bot.* 64:2565-2577.
- Schachtman DP, Goodger JQD (2008) Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends Plant Sci.* 13:281-287.
- Scotti-Saintagne C, Bertocchi E, Barreneche T, Kremer A, Plomion C (2005) Quantitative trait loci mapping for vegetative propagation in pedunculate oak. *Ann For Sci.* 62:369-374.
- Sharma SD, Aier NB (1989) Seasonal rooting behaviour of cuttings of plum cultivars as influenced by IBA treatments. *Sci Hortic.* 40:297-303.
- Sharp RE, Davies WJ (1989) Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In: Jones HG, Flowers TJ, Jones MB (eds) *Plants under Stress: Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Cambridge university, New York, pp 71-94.
- Shi Y, Byrne DH (1995) Tolerance of *Prunus* rootstock to potassium carbonate-induced chlorosis. *J Am Soc Hortic Sci.* 120:283-285.
- Shipley B, Meziane D (2002) The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Funct Ecol.* 16:326-331.
- Sijacic P, Wang X, Skirpan AL, Wang Y, Dowd PE, McCubbin AG, Huang S, Kao T-h (2004) Identification of the pollen determinant of S-RNase-mediated self-incompatibility. *Nature.* 429:302-305.

- Silva NF, Goring DR (2001) Mechanisms of self-incompatibility in flowering plants. *Cell Mol Life Sci.* 58:1988-2007.
- Simoons FJ (1991) Food in China: A cultural and historical inquiry. CRC Press, Florida, United States.
- Siviero A, Cristofani M, Machado MA (2003) QTL mapping associated with rooting stem cuttings from *Citrus sunki* vs. *Poncirus trifoliata* hybrids. *Crop Breed Appl Biotechnol.* 3:83-88.
- Sorin C, Bussell JD, Camus I, Ljung K, Kowalczyk M, Geiss G, McKhann H, Garcion C, Vaucheret H, Sandberg G, Bellini C (2005) Auxin and light control of adventitious rooting in Arabidopsis require ARGONAUTE1. *Plant Cell.* 17:1343-1359.
- Spencer R, Barley A, Pearson S (1995) Horticultural flora of south-eastern Australia volume 3: The identification of garden and cultivated plants. University of New South Wales Press, Sydney, Australia
- Stanica F (2007) Propagation of *Prunus* rootstocks by hardwood cuttings on composed rooting substrates. In: Vangdal E, Sekse L (eds) Proceedings of the Eighth International Symposium on Plum and Prune Genetics, Breeding and Pomology. ISHS, Leuven, Belgium, pp 309-311.
- Stefanović M, Stampar F, Osterc G (2005) Influence of IAA and IBA on root development and quality of *Prunus* 'GiSelA 5' leafy cuttings. *HortScience.* 40:2052-2055.
- Stout DL, Sala A (2003) Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats. *Tree Physiol.* 23:43-50.
- Sulusoglu M, Cavusoglu A (2010) Vegetative propagation of cherry laurel (*Prunus laurocerasus* L.) using semi-hardwood cuttings. *AfrJAgriRes.* 5:3196-3202.
- Sutter EG, Cohen JD (1992) Measurement of indolebutyric acid in plant tissues by isotope dilution gas chromatography-mass spectrometry analysis. *Plant Physiol.* 99:1719-1722.
- Szecső V, Hrotkó K, Stefanovits-Bányai É (2006) Physiological factors influencing the rooting of plum rootstocks hardwood cuttings. *Latvian Journal of Agronomy.* 9:156-161.
- Szecső V, Hrotkó K, Stefanovits-Bányai É (2007) Influence of physiological factors on rooting ability of plum rootstocks hardwood cuttings. *Eur J Hort Sci.* 72:186-192.
- Taylor HM, Huck MG, Klepper B, Lund ZF (1970) Measurement of Soil-grown Roots in a Rhizotron. *Agron J.* 62:807-809.
- Thaler P, Pagès L (1996) Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiol Plant.* 97:365-371.
- Torreillas A, Domingo R, Galego R, Ruiz-Sánchez MC (2000) Apricot tree response to withholding irrigation at different phenological periods. *Sci Hort.* 85:201-215.
- Tsipouridis C, Thomidis T (2004) Improved rooting of peach rootstock. GF677 hardwood stem cuttings through cultural practices. *HortScience.* 39:333-334.
- Tsipouridis C, Thomidis T, Isaakidis A (2003) Rooting of peach hardwood and semi-hardwood cuttings. *Aust J Exp Agric.* 43:1363-1368.
- Turner NC, Abbo S, Berger JD, Chaturvedi S, French RJ, Ludwig C, Mannur D, Singh S, Yadava H (2007) Osmotic adjustment in chickpea (*Cicer arietinum* L.) results in no yield benefit under terminal drought. *J Exp Bot.* 58:187-194.
- Twooski T, Scorza R (2001) Root and shoot characteristics of peach trees with different growth habits. *J Am Soc Hort Sci.* 126:785-790.
- Van Splunder I, Voesenek LACJ, De Vries XJA, Blom CWPM, Coops H (1996) Morphological responses of seedlings of four species of Salicaceae to drought. *Can J Bot.* 74:1988-1995.
- Vanstraelen M, Benkova E (2012) Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annu Rev Cell Dev Biol.* 28:463-87.
- Wang Y, Wang X, Skirpan AL, Kao Th (2003) S-RNase mediated self-incompatibility. *J Exp Bot.* 54:115-122.
- Watkins R (1976) Cherry, plum, peach, apricot and almond. In: Simmonds NW (ed) Evolution of crop plants. Longman, London and New York, pp 242-247.
- Webb AA, Larman MG, Montgomery LT, Taylor JE, Hetherington AM (2001) The role of calcium in ABA-induced gene expression and stomatal movements. *Plant J.* 26:351-62.
- Webster AD (2010) Temperate fruit tree rootstock propagation. *N Z J Crop Hort Sci.* 23:355-372.
- Whiting MD, Lang G, Ophardt D (2005) Rootstock and training system affect sweet cherry growth, yield, and fruit quality. *HortScience.* 40:582-586.
- Wu W, Cheng S (2014) Root genetic research, an opportunity and challenge to rice improvement. *Field Crops Res.* 165:111-124.
- Wu Y, Cosgrove DJ (2000) Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *J Exp Bot.* 51:1543-1553.
- Xiloyannis C, Dichio B, Tuzio AC, Kleinhentz M, Salesses G, Gomez-Aparisi J, Rubio-Cabetas MJ, Esmenjaud D (2007) Characterization and selection of *Prunus* rootstocks resistant to abiotic stresses: Waterlogging, drought and iron chlorosis. *Acta Hort.* 732:247-251.

- Xiong Y-C, Li F-M, Xu B-C, Hodgkinson K (2006) Hydraulic and non-hydraulic root-sourced signals in old and modern spring wheat cultivars in a semiarid area. *J Plant Growth Regul.* 25:120-136.
- Yu DJ, Kim SJ, Lee HJ (2009) Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in field-grown grapevine cultivars. *Biol Plant.* 53:133-137.
- Yu H, Xia N-H, Ye H-G (2007) Validation of *Prunus hainanensis* (*Rosaceae*). *Nord J Bot.* 25:31-32.
- Zanetto A, Maggioni L, Tobutt K, Dosba F (2002) *Prunus* genetic resources in Europe: Achievement and perspectives of a networking activity. *Genet Resour Crop Evol.* 49:331-337.
- Zang U, Goisser M, Häberle K-H, Matyssek R, Matzner E, Borken W (2014) Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *J Plant Nutr Soil Sci.* 177:168-177.
- Zarrouk O, Gogorcena Y, Gómez-Aparisi J, Betrán JA, Moreno MÁ (2005) Influence of almond × peach hybrids rootstocks on flower and leaf mineral concentration, yield and vigour of two peach cultivars. *Sci Hortic.* 106:502-514.
- Zhang B, Tong C, Yin T, Zhang X, Zhuge Q, Huang M, Wang M, Wu R (2009) Detection of quantitative trait loci influencing growth trajectories of adventitious roots in *Populus* using functional mapping. *Tree Genet Genomes.* 5:539-552.
- Zhang X, Wu N, Li C (2005) Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *J Arid Environ.* 60:567-579.
- Zhao Y (2010) Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annu Rev Plant Biol.* 61:49-64.
- Zimmerman PW, Wilcoxon F (1935) Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Contrib Boyce Thompson Inst.* 7:209-229.
- Zokaee-Khosroshahi M, Esna-Ashari M, Ershadi A, Imani A (2014) Morphological changes in response to drought stress in cultivated and wild almond species. *IJHST.* 1:79-92.

## 6. Annexe

### Liste des tableaux

Tableau 1: Production mondiale par espèce en 2013 en millions de tonnes de fruit, répartie par continent et pays producteur.....	2
Tableau 2: Historique de la classification du genre <i>Prunus</i> (Lee and Wen 2001) .....	3
Tableau 3: Caractéristiques principales des espèces <i>Prunus</i> utilisées comme porte-greffe du pêcher (Duval 2015).....	9
Tableau 4: Bibliographie de la multiplication des espèces <i>Prunus</i> par boutures ligneuse.....	19
Tableau 5: Nombre de génotypes par espèce ou groupe d'hybride et son taux de réussite. ....	26
Tableau 6: Analyse de variance de la photosynthèse nette suivant le traitement et les génotypes. ....	71
Tableau 7: Effet du traitement sur la surface moyenne d'une feuille. ....	74

### Liste des figures

Figure 1: Évolution des espèces du genre <i>Prunus</i> selon Watkins (1973).	5
Figure 2: Liste des principaux porte-greffes du pêcher classés en fonction de la classification de Rehder (les noms des espèces sont écrits en italique dans des rectangles arrondis et les noms des porte-greffes sont écrits en gras) (Duval, 2015).	8
Figure 3: Micrographie qui représente les changements histologiques au cours de la formation des racines adventives (Klerk et al. 1995).	15
Figure 4: Etapes successives de la formation des racines adventives à partir des boutures de tiges de Pétunia ( <i>Petunia hybrida</i> ) (Ahkami et al. 2009).	16
Figure 5: Plantes mère de la collection génétique.	21
Figure 6: Ensachage et la stratification des boutures.	22
Figure 7: Plantation des boutures dans des caisses.	23
Figure 8: Échelle de notation de cal.	24
Figure 9: Taux de réussite de bouturage dans les deux sous genre <i>Prunus</i> , <i>Prunophora</i> et <i>Amygdalus</i> et les hybrides <i>Amygdalus*Prunophora</i> .	25
Figure 10: Taux de réussite de bouturage dans différentes espèces <i>Prunus</i> et groupes d'hybrides interspécifiques.	27
Figure 11: Note de cal dans les boutures par espèces <i>Prunus</i> .	27
Figure 12: Longueur de la tige en cm des plants par espèces.	28
Figure 13: Longueur maximale du système racinaire en cm des plants par espèce.	29
Figure 14: Scénario de changement climatique dans les décennies prochaines selon Météo-France, IGN, 2011.	32
Figure 15: Effet de la contrainte hydrique sur l'élongation racinaire d'après Bengough et al. (2011).	38
Figure 16: Photosynthèse nette des plantes des différents traitements et génotypes.	71
Figure 17: Conductance stomatique des plantes des différents traitements et génotypes.	72
Figure 18: Transpiration des plantes pour les différents traitements et génotypes.	73
Figure 19: Surface moyenne d'une feuille des plantes pour les différents traitements et génotypes.	74
Figure 20: Moyenne de la surface foliaire des plantes pour les différents traitements et génotypes.	75
Figure 21: Moyenne de la surface des feuilles individuelles en fonction de leur date de déploiement.	76
Figure 22: Exemples de courbes de variations de diamètre de tige pour quelques plants appartenant à 4 génotypes différents.	77

## Nombre de bouture, note de cale et pourcentage des boutures enracinées pour chaque génotype

Code	Sous Genre	Groupe espèce	Nom espèce	Nom variété	Nb bt	Cal M	R (%)
B28	Prunophora	armeniaca	armeniaca	A VNUK	13	4	0
A1236	Prunophora	armeniaca	armeniaca	Manicot	37	3	0
B29	Prunophora	armeniaca	armeniaca	Yalta	9	2	0
B29	Prunophora	armeniaca	armeniaca	Yalta	10	4	0
A1218	Prunophora	armeniaca	dasycarpa	Bolchaya Pozdni	40	5	90
P2315	Prunophora	armeniaca	dasycarpa	dasycarpa P2315	22	5	100
A880	Prunophora	armeniaca	dasycarpa	Marhula Cierna 132	36	4	41.66
B15	Prunophora	armeniaca	mandshurica	P mandshurica	25	5	0
A2779	Prunophora	armeniaca	mume	P mume	19	4	0
I7018	Prunophora	armeniaca	salicina x mume	Sordum x Jizoume 1-4	23	3	91.30
B11	Prunophora	cerasifera	americana	P americana 114- 9	26	4	69.23
B12	Prunophora	cerasifera	americana	P americana 114- 10	26	4	57.69
P2980	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myrotop®	53	4	86.79
P1079	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro poupre	39	3	100
B17	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Pissardi 105- 13	36	3	63.88
B19	Prunophora	cerasifera	cerasifera	pissardi 105- 18	32	3	93.75
B13	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Korolkowii 105-9	11	4	81.81
B14	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Korolkowii 105-11	43	3	13.95
B18	Prunophora	cerasifera	cerasifera	pissardi 105- 14	23	4	82.60
P1090	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myrocal®	36	3	97.22
P2032	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myrabi	17	4	88.23
P18	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myrobolan B	34	5	85.29
P34	Prunophora	cerasifera	cerasifera	P 34-16	15	4	86.66
P2828	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro Iran Rouge	21	4	100
P2175	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro P2175	12	5	75
P1993	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro 4001	22	2	100
P2794	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Rioni	11	3	72.72
P2930	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Kablechkovo-GF	17	4	100
P3891	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro de Lesdain(P5004)	25	4	100
P2646	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro Magda Jensen	13	4	84.61
P2823	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro Iran n°3	28	4	64.28
J12	Prunophora	cerasifera	cerasifera	yalta_J12	33	2	75.75
P2826	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro Iran Sarde	37	3	81.08
J76	Prunophora	cerasifera	cerasifera	A 1- 2x	12	3	0
P2175	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro P2175	15	1	46.66
P16	Prunophora	cerasifera	cerasifera	P16-5	10	4	0
P855	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Castelmoron	8	4	62.5
P2792	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Purpurovaya	11	4	63.63
P2923	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Purpurovaya FL (4x)	9	3	88.88
P2933	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Kablechkovo-PF	13	2	69.23
P2924	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Purpurovaya FL (2x)	43	2	100
P2944	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myrono	22	3	59.09

P3195	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Aromatnaja	40	4	87.5
P3440	Prunophora	cerasifera	cerasifera	MYVS 1	13	4	69.23
P2979	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro pg am-1	25	3	100
P2983	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro pg am-5	15	3	20
P2985	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro pg am-7	19	2	100
P3206	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Sogdijskaja	26	3	92.30
P3443	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Adara	23	2	69.56
P2981	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro pg am-3	15	2	26.66
P2984	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro pg am-6	19	2	47.36
P3196	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Agdzadzor 5	31	2	74.19
P3615	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Hamyra	41	4	0
P3199	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Astarakskaja	19	4	5.26
P3439	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Mykla	39	3	10.25
P3477	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Ademir	36	3	86.11
P2935	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro pg pêcher-2	25	4	84
P2932	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Altos	16	3	43.75
P3862	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro 29C	20	4	100
P2825	Prunophora	cerasifera	cerasifera	Myro Iran gros fruits	21	2	95.23
ZH9	Prunophora	cerasifera	salicina x dasycarpa	SHIROxDASYCARPA1	17	4	100
ZH10	Prunophora	cerasifera	salicina x dasycarpa	SHIROxDASYCARPA3	15	3	86.66
ZH11	Prunophora	cerasifera	salicina x dasycarpa	SHIROxDASYCARPA8	14	3	100
J110	Prunophora	cerasifera	salicina x cerasifera	Golden Japan	23	4	8.69
P2922	Prunophora	cerasifera	salicina x cerasifera	Semis Desertnaya	28	4	64.28
GF31	Prunophora	cerasifera	salicina x cerasifera	GF31	17	4	94.11
B24	Prunophora	cerasifera	subcordata	Prunus subcordata 4	30	3	100
B27	Prunophora	cerasifera	ussuriensis	Prunus ussuriensis 107- 11	37	4	91.89
B26	Prunophora	cerasifera	ussuriensis	Prunus ussuriensis	38	4	92.10
P3430	Prunophora	domestica	insititia	SJ 58-7	13	4	61.53
P3491	Prunophora	domestica	insititia	Adesoto 101	14	3	42.85
P3382	Prunophora	domestica	insititia	Montizo	19	3	78.94
P2926	Prunophora	domestica	insititia	Pixy	17	3	76.47
GF655	Prunophora	domestica	insititia	GF655-2	46	4	80.43
P1380	Prunophora	domestica	domestica	Reine-Claude vraie	12	4	0
GF43	Prunophora	domestica	domestica	GF43	14	4	7.14
P3429	Prunophora	domestica	domestica	Kingclaudé®	20	4	0
P3436	Prunophora	domestica	domestica	PMB 9	25	4	0
P3437	Prunophora	domestica	domestica	PMB 10	16	3	0
P3434	Prunophora	domestica	domestica	PMG 4	17	3	17.64
P3643	Prunophora	domestica	domestica	MP 56	35	3	100
P3589	Prunophora	domestica	domestica	Penta	22	4	86.36
P3033	Prunophora	domestica	domestica	Semis de Reine Claude P.G.Ab	13	5	38.46
P3298	Prunophora	domestica	domestica	Brompton	20	4	30
P3442	Prunophora	domestica	domestica	Feher Bistercey	19	5	26.31
P3588	Prunophora	domestica	domestica	Tétra	24	3	12.5
P3432	Prunophora	domestica	domestica	PMG 2	13	5	7.69



P3031	Prunophora	domestica	domestica	Semis de Reine Claude P.G.Ab	22	4	90.90
P3433	Prunophora	domestica	domestica x armeniaca	PMG 3	33	2	75.75
ZH85	Prunophora	domestica	insititia x domestica	Julior®	11	2	72.72
GF81	Prunophora	marianna	marianna	GF8-1	22	3	100
I7082	Prunophora	marianna	marianna	Marianna 29 C	22	4	95.45
P2736	Prunophora	marianna	marianna	Marianna (virus free)	23	4	100
M65	Prunophora	marianna	marianna	M 65	20	4	85
M9	Prunophora	marianna	marianna	M 9	13	5	76.92
M69	Prunophora	marianna	marianna	M 69	20	3	100
M100	Prunophora	marianna	marianna	P8-13	38	4	76.31
M16	Prunophora	marianna	marianna	M 16	18	4	72.22
M58	Prunophora	marianna	marianna	M 58	33	4	100
M38	Prunophora	marianna	marianna	M 38	26	2	100
M30	Prunophora	marianna	marianna	M 30	14	4	100
M75	Prunophora	marianna	marianna	M 75	15	4	13.33
M64	Prunophora	marianna	marianna	M 64	35	2	100
M101	Prunophora	marianna	marianna	P10-2	20	3	70
M40	Prunophora	marianna	marianna	M 40	22	1	81.81
J23	Prunophora	salicina	salicina	OZARK PREMIER	18	3	5.55
J167	Prunophora	salicina	salicina	FORMOSA	9	2	11.11
J184	Prunophora	salicina	salicina	KOMETA	15	4	33.33
J277	Prunophora	salicina	salicina	GAVIOTA	25	4	20
J30	Prunophora	salicina	salicina	QUEEN ROSA	12	5	50
J114	Prunophora	salicina	salicina	TOKA	13	1	0
J281	Prunophora	salicina	salicina	(J7 x J80)1	12	4	75
B20	Prunophora	salicina	simonii	Prunus simonii	36	3	25
J265	Prunophora	salicina	simonii	P. simonii °15	8	5	0
J266	Prunophora	salicina	simonii	P. SIMONII n°84	12	5	8.33
J267	Prunophora	salicina	simonii	P. SIMONII n°109	9	5	0
B2	Prunophora	salicina	triflora	P triflora	44	5	20.45
B21	Prunophora	salicina	triflora	Prunus triflora 108-4	34	4	29.41
P1869	Prunophora	spinosa	domestica x spinosa	Damas de Toulouse	12	5	58.33
P3149	Prunophora	spinosa	cerasifera x spinosa	MrS 2/5	23	3	43.47
P3297	Prunophora	spinosa	(salicina x cerasifera) x spinosa	Jaspi®	27	5	0
P3116	Prunophora	spinosa	domestica x spinosa	Torinel®	29	4	100
R1056	Amygdalus	dulcis	dulcis	triploïd almond DPRU 487-A	7	4	0
R882	Amygdalus	dulcis	dulcis	Garrigues	6	1	0
R61	Amygdalus	dulcis	dulcis	Ardècheoise	5	5	0
R486	Amygdalus	dulcis	dulcis	Ferragnès	18	3	0
R800	Amygdalus	dulcis	dulcis	Ferrastar	14	3	0
R270	Amygdalus	dulcis	dulcis	Texas	10	4	0
R916	Amygdalus	dulcis	dulcis	Lauranne	12	1	0
ZH22	Amygdalus	dulcis	fenzliana x bucharica	P fenzliana x P bucharica 2	22	1	0
ZH21	Amygdalus	dulcis	fenzliana x bucharica	P fenzliana x P bucharica 1	19	2	0

R1183	Amygdalus	dulcis	bucharica	Prunus Bucharica (C6)	14	1	0
S2678	Amygdalus	persica	persica	Pleureur	10	4	50
S9272	Amygdalus	persica	persica	Semis de Montclar	4	4	50
S9273	Amygdalus	persica	persica	Semis de Rubira 1A1	13	3	0
S2966	Amygdalus	persica	persica	S2966 2 Maroc	7	1	0
S3051	Amygdalus	persica	persica	Springtime	8	5	25
S305	Amygdalus	persica	persica	GF305	4	3	0
S2811	Amygdalus	persica	persica	Nemaguard	9	4	22.22
S4808	Amygdalus	persica	persica	A7861 T4 Roy Rom	10	4	10
S2538	Amygdalus	persica	persica	Chiisan	34	3	0
S6677	Amygdalus	persica	persica	Nemared	10	3	10
S4813	Amygdalus	persica	persica	A7876 T17 Roy Rom	13	4	15.38
S6146	Amygdalus	persica	persica	Pamirski du Pamir	15	4	40
S2977	Amygdalus	persica	persica	S2977 1 CFD29	7	3	0
S4200	Amygdalus	persica	persica	Sinung Chui Mi	15	3	6.66
S4715	Amygdalus	persica	persica	R15.2 Japon	10	2	10
S4359	Amygdalus	persica	persica	Rubira	13	3	30.76
S4199	Amygdalus	persica	persica	Tzim Pee Tao	11	4	0
S4415	Amygdalus	persica	persica	Semis de Chine	5	3	0
S3288	Amygdalus	persica	persica	Redhaven	15	2	0
S4809	Amygdalus	persica	persica	A7860 T4 Roy Rom	7	3	14.28
S3469	Amygdalus	persica	persica	Rubira(pépi91-92)	6	4	0
S4238	Amygdalus	persica	persica	Montclar®	10	3	40
S2535	Amygdalus	persica	persica	Chulla Nam Do	5	4	0
S4198	Amygdalus	persica	persica	Chui Lum Tao	18	3	0
S5715	Amygdalus	persica	persica	Silverlode	7	5	0
S72	Amygdalus	persica	persica	Charles Roux	8	4	0
S7510	Amygdalus	persica	persica	Bon ouvrier	6	3	0
S7563	Amygdalus	persica	persica	Reine des vergers JR	13	3	7.69
S6572	Amygdalus	persica	persica	Missour 61- 3	8	4	25
S5091	Amygdalus	persica	persica	Ta - Tao = 2 Clemsen	11	3	0
S5331	Amygdalus	persica	persica	Dixired	3	4	0
S7531	Amygdalus	persica	persica	Grosse Mignonne Hâtive 1	15	5	0
S7624	Amygdalus	persica	persica	Neige	9	4	0
S9171	Amygdalus	persica	persica	Robin	11	4	0
S6573	Amygdalus	persica	persica	BDSW	8	4	0
S251	Amygdalus	persica	persica	Grosse Mignonne	7	4	14.2857143
S1431	Amygdalus	persica	persica	Senateur Cazeneuve	11	2	0
S7517	Amygdalus	persica	persica	Charles Ingouf	12	4	8.33333333
S5044	Amygdalus	persica	persica	Yennoh PI 78513	7	5	0
S7585	Amygdalus	persica	persica	Veraud	10	3	0
S6575	Amygdalus	persica	persica	Sélection de Pise	13	4	15.3846154
ZH3	Amygdalus	persica	persica	CGY A 292	15	4	53.3333333
S2741	Amygdalus	persica	persica	Genadix 7	12	4	0
S7542	Amygdalus	persica	persica	Madeleine Pouyet	15	4	13.3333333

S6144	Amygdalus	persica	persica	B 250 type Tunisien	10	3	70
S432	Amygdalus	persica	persica	Madame Guilloux	7	5	14.2857143
S7524	Amygdalus	persica	persica	Dugelay	11	3	18.1818182
S7581	Amygdalus	persica	persica	Surpasse Amsden	10	4	10
S7595	Amygdalus	persica	persica	Précoce de Hale	6	4	16.6666667
S3055	Amygdalus	persica	persica	Belle de Montélimar	7	4	0
R1182	Amygdalus	persica	davidiana	Prunus davidiana (C2)	3	5	0
B8	Amygdalus	persica	davidiana	Prunus davidiana 1	17	2	5.88
B10	Amygdalus	persica	davidiana	Prunus davidiana 3	33	4	0
ZH5	Amygdalus	persica	persica x davidiana	(Nemaguard xP1908)2	8	5	0
ZH8	Amygdalus	persica	persica x davidiana	(Nemaguard xP1908)5	16	5	6.25
ZH4	Amygdalus	persica	persica x davidiana	(Nemaguard xP1908)1	13	5	7.69230769
ZH6	Amygdalus	persica	persica x davidiana	(Nemaguard xP1908)3	13	5	0
ZH7	Amygdalus	persica	persica x davidiana	(Nemaguard xP1908)4	11	3	0
P3879	Amygdalus	persica	persica x davidiana	Barrier I	11	3	0
P3881	Amygdalus	persica	persica x davidiana	P x D 450 7	9	4	0
P3296	Amygdalus	persica	persica x davidiana	Cadaman@avimag	8	4	0
S4810	Amygdalus	persica	persica x kansuensis	A7863 T1 Roy Rom	10	5	0
ZH29	Amygdalus	persica	persica x kansuensis	S749 x S1490	4	5	50
S4812	Amygdalus	persica	persica x kansuensis	A 7869 T2 Roy Rom	5	5	0
S4816	Amygdalus	persica	persica x kansuensis	A7993 T1 Roy Rom	16	5	0
B16	Amygdalus	persica	mira	Prunus mira	11	1	0
ZH53	Amygdalus	persica	persica x mira	P mira x Pêcher 3	4	2	0
S4015	Amygdalus	persica	persica x mira	F 2 2765	3	3	0
ZH54	Amygdalus	persica	persica x mira	P mira x Pêcher 4	11	4	0
S5043	Amygdalus	persica	ferganensis	Ferganensis PI 113455	4	5	25
I7028	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	P x A DSS F1 naturel	42	3	47.6190476
GF557	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	GF557	10	4	0
I7027	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	P x A AN1/6	12	4	33.3333333
GF677	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	GF677	20	4	20
P3880	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	MV1	9	2	0
I7051	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	GRECE Naoussa	20	4	40
I7026	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	F2 Pêcher x Amandier	36	4	2.77777778
I7067	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	Charly	10	4	0
P3585	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	Garnem (GN15)	10	5	50
P3605	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	Monegro (GN9)	12	5	0
P3604	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	Felinem (GN22)	20	4	50
P3606	Amygdalus	persicaXdulcis	persicaXdulcis	Felinem (GN22)	8	4	62.5
P3644	Amygdalus	persicaXdulcis	mira x dulcis	F 1 2758	12	4	0
P3645	Amygdalus	persicaXdulcis	mira x dulcis	F 1 2757	9	3	0
S4021	Amygdalus	persicaXdulcis	persica x bucharica	BUCHARICA x PECHER 1	11	5	63.6363636
P3883	Amyg-Pruno	dulcisXarmeniaca	armeniaca x dulcis	8 R 8 - 5	29	4	0
I7002	Amyg-Pruno	dulcisXarmeniaca	armeniaca x dulcis	4 R 8 - 5	32	2	12.5
I7003	Amyg-Pruno	dulcisXarmeniaca	armeniaca x dulcis	5 R 8 - 5	15	2	0
P3884	Amyg-Pruno	dulcisXarmeniaca	armeniaca x dulcis	10 A x A 14 A	30	4	0

I7004	Amyg-Pruno	dulcisXarmeniaca	armeniaca x dulcis	6 R 8 - 5	17	3	0
P3651	Amyg-Pruno	dulcisXarmeniaca	persicaX(dulcis x blireiana)	Viking	16	4	12.5
P2978	Amyg-Pruno	dulcisXcerasifera	cerasifera x dulcis	Myrobolan x Amandier	16	4	87.5
ZH74	Amyg-Pruno	dulcisXcerasifera	cerasifera x dulcis	Myrandier 614	10	5	0
ZH73	Amyg-Pruno	dulcisXcerasifera	cerasifera x dulcis	Myrandier 613	19	4	100
ZH25	Amyg-Pruno	dulcisXcerasifera	cerasifera x (dulcis x dehiscens)	P2032 x(R270x P dehiscens)1.1	12	5	58.33
ZH26	Amyg-Pruno	dulcisXcerasifera	dasycarpa x dulcis	Prunus dasycarpa x R 2	15	5	13.33
P3885	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	persica x divaricata	Pêcher x P divaricata	15	4	0
I7034	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	persica x brigantiaca	P brigantiaca x P persica	16	3	0
P3892	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x (cerasifera x persica)	F1 Myro x Kuban 86	22	2	95.45
I7037	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x (cerasifera x persica)	F1 Myro x Kuban 86	20	4	95
P3294	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	belsiana x persica	Myran@Yumir	17	4	41.17
P3166	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	salicina x persica	Citation@zaipime	34	4	76.47
P3293	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	belsiana x (cerasifera x persica)	Ishtara@Ferciana	29	4	93.10
P3266	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x persica	AII-1 2x	13	5	76.92
ZH82	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x persica	Z33P30	22	2	77.27
Z33P30	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x persica	Z33P15	12	1	25
Z34P4	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x persica	Z33P12	16	3	100
S2729	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x davidiana	Z34P4	18	1	61.11
Z33P15	Amyg-Pruno	persicaXcerasifera	cerasifera x persica	(Myrabi x Pêcher)2	11	5	9.09
I7055	Cerasus	Microcerasus	(besseyi x armeniaca) x domestica	MA 59	43	4	20.93
P2037	Cerasus	Microcerasus	besseyi	Semis de P besseyi	28	5	85.71
P3172	Cerasus	Microcerasus	pumila	Myruni	39	3	94.87
P3170	Cerasus	Microcerasus	pumila	Micronette	38	4	92.10
P3125	Cerasus	Microcerasus	persica x besseyi	P.persica x P.besseyi	30	5	23.33